Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Wasserbahnen der Dicotylen-Laubblätter mit besonderer Berücksichtigung der handnervigen Blätter.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät der Universität Marburg

vorgelegt von

August Rippel

aus Birkenfeld.

MARBURG 1913.

Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Wasserbahnen der Dicotylen-Laubblätter mit besonderer Berücksichtigung der handnervigen Blätter.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät der Universität Marburg

vorgelegt von

August Rippel

aus Birkenfeld.

ACAD. LUGDUNAT BIBL.

MARBURG 1913.

Von der philosophischen Fakultät als Dissertation angenommen
am 10. Dezember 1912

Berichterstatter: Herr Geheimrat Prof. Dr. A. MEYER.

Die Arbeit erscheint, ergänzt durch 4 Tafeln, zugleich in der „BIBLIOTHECA BOTANICA“ als Heft 82 (Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Nägele & Dr. Sproesser).

Meinen lieben Eltern!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554030_0058

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Kapitel I. **Einleitung** 1

„ II. **Einzelbeschreibungen der von mir anatomisch und physiologisch untersuchten handnervigen Blätter** 4

1. Typus Plantago major 4

2. „ Helleborus foetidus 6

3. „ Saxifraga rotundifolia 8

4. „ Liquidambar styraciflua 10

5. „ Bryonia dioica 14

6. „ Geranium pyrenaicum 17

6a. Untertypus Napaea dioica 21

7. Typus Trifolia elegans 23

8. „ Alchemilla vulgaris 25

9. „ Acantopanax spinosum 34

„ III. **Zusammenfassung der anatomischen Untersuchungen** 38

„ IV. **Vermehrung der Tracheen** 46

„ V. **Entwicklungsgeschichte der Leitungsbahnen im Blattstiel** 57

„ VI. **Zusammenfassung der physiologischen Untersuchungen** 61

„ VII. **Die physiologische Gliederung der Wasserbahnen im erwachsenen Laubblatt der Dicotyledonen** 67

Literaturverzeichnis. 72

Erklärung der Abbildungen 74

Kapitel I.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde unter der Leitung von Herrn Professor Arthur Meyer im botanischen Institut der Universität Marburg ausgeführt. Sie entstand gleichzeitig mit der Arbeit von Herrn Gerresheim (Bibliotheca botanica 1913, Heft 81) und hat die Aufgabe, die handnervigen Laubblätter der Dicotyledonen in der gleichen Weise anatomisch und physiologisch zu untersuchen, wie es Herr Gerresheim für die Fiederblätter der Dicotyledonen ausgeführt hat; auch sollten einige weitere bisher noch nicht geklärte Punkte eingehender untersucht werden. Vorzüglich sollte ich die Beziehungen zwischen der Morphologie der Leitungsbahnen und ihrer physiologischen Wirksamkeit untersuchen.

Bezüglich der Nomenclatur, die zur Beschreibung des Aufbaus der Leitbündel nötig war, brauchten keine neuen Begriffe eingeführt zu werden; es sei hier auf die Zusammenstellung in der Arbeit von Gerresheim verwiesen, und es seien nur noch einmal kurz die Hauptbegriffe definiert.

Wir unterscheiden Gefäss und Tracheide und fassen beide unter der Bezeichnung Trachee zusammen.

Das Leitbündel baut sich auf aus Tracheenteil und Siebteil.

Lückenlos an einanderschließende und vereint laufende Tracheen bilden einen Tracheenstrang.

Von Tracheensträngen können wir zweierlei Anordnungen unterscheiden: Sie können im Querschnitt des Leitbündels Reihen bilden und sind dann körperlich als Tracheenplatten ausgebildet. Sie können auch regellos angeordnet sein und im Querschnitt einzeln oder in Gruppen bis zu mehreren zusammenliegen. Sie bilden dann körperlich Tracheenzüge.

Die Verbindung zweier Tracheen unter einander bezeichnen wir als offen, wenn die sie trennenden Tüpfelschließhäute resorbiert werden, als halboffen, wenn sie erhalten bleiben.

Die Verbindungen zwischen den einzelnen Tracheensträngen eines Leitbündels, die Strangverbindungen, sind diffuse Verbindungen, wenn sie regellos überall auftreten und deshalb nur einen lockeren Zusammenhang der Tracheenstränge herstellen. Wir bezeichnen sie als Strangverbindungen im engeren Sinne, wenn eine oder mehrere Tracheen des einen Stranges in den andern Strang hinübertreten und dauernd dort verbleiben; und als Strangbrücken, wenn kein Uebertritt von Tracheen stattfindet, sondern sich nur eine kurze Trachee in halboffener Verbindung an die Tracheen beider Stränge anlegt. Den diffusen Verbindungen stellen wir gegenüber die inneren Verbindungen, wenn an der Grenze von Siebteil und Tracheenteil die verbindenden Tracheen einen ununterbrochenen Zusammenhang zwischen allen Tracheensträngen herstellen.

Das einzelne Leitbündel ist seiner äußeren Form nach ein Zylinderbündel (auf allen Querschnitten kreisförmiger oder elliptischer Umriss, dem inneren Bau nach collateral oder bicollateral) oder ein Rinnenbündel (im Querschnitt bogenförmig, dem inneren Bau nach collateral oder bicollateral) oder ein Rohrbündel (im Querschnitt meist kreisförmig, dem inneren Bau nach concentrisch); die nähere Definition ist bei Gerresheim, Kap. II, angegeben.

Sind mehrere Leitbündel im Blattstiel vorhanden, so bilden sie eine Bündelgruppe und zwar (falls sie nicht in seltenen Fällen regellos angeordnet sind) eine Bündelrinne (bogenförmige Anordnung im Querschnitt) oder ein Bündelrohr (kreisförmige Anordnung im Querschnitt).

Zwischen den Tracheenteilen der einzelnen Leitbündel einer Bündelgruppe stellen Bündelverbindungen einen Zusammenhang her. Wir unterscheiden Bündelverbindungen im engeren Sinne, wenn Tracheen des einen Bündels oder ganze Tracheenstränge desselben in das andere Bündel übertreten und innerhalb dieses zweiten Bündels so verlaufen, wie es für das einzelne Leitbündel geschildert wurde. In Gegensatz zu diesen stellen wir die Bündelbrücken, wenn die zwei Leitbündel verbindende Tracheen nur als Zwischenglieder von begrenzter Länge ausgebildet sind (siehe auch Kap. IV) und mit den Tracheen beider Leitbündel in halboffener Verbindung stehen.

Die Beziehungen der Tracheenteile der Leitbündel im Blattstiel finden entweder auf jeder Höhe desselben statt oder sind in vielen Fällen auf bestimmte Bündelverbindungszonen lokalisiert. In diesen Zonen haben wir ringförmige Bündelverbindungen (geschlossene Ringverbindung), wenn sich die Leitbündel des Blattstiels allseitig berühren, d. h. wenn auch das äusserste Leitbündel der linken Seite in direkter Verbindung mit dem äußersten Leitbündel der rechten Seite steht; eine bogenförmige Bündelverbindung haben wir dann, wenn das äußerste Leitbündel der linken Seite nicht in direkter Verbindung mit dem äußersten Leitbündel der rechten Seite steht; die Verbindung dieser beiden äußersten Leitbündel ist in diesem Falle nur indirekt über sämtliche andere Leitbündel hergestellt. Innerhalb einer solchen Bündelverbindungszone behalten die einzelnen Tracheenstränge entweder ihre gegenseitige Lagerung zu einander bei, oder sie erleiden Verlagerungen in der Weise, daß einzelne Tracheenstränge ihre Lage wechseln, so daß sie von den ihnen ursprünglich benachbarten Tracheensträngen durch andere Tracheenstränge getrennt sind. Wir haben in diesem Falle Durchkreuzungen einzelner oder mehrerer Tracheenstränge.

Von Bezeichnungen der einzelnen Teile des Laubblattes seien erwähnt: die aus der Achse in den Blattstiel austretenden Leitbündel bilden die Blattspur, die ein- bis mehrbündelig sein kann. Sie treten zuerst in den Blattgrund ein, wo sie sich oft reichlich verzweigen, durchlaufen dann isoliert oder unter mehr oder weniger zahlreichen Bündelverbindungen den Blattstiel und schicken sich schließlich in der Uebergangsstelle von Blattstiel zu Blattspreite, der Spreitenbasis, an durch Teilungsvorgänge und unter zahlreichen Bündelverbindungen die Leitbündel der Spreitennerven zu bilden. Die Leitbündel sind demnach ihrer Lage nach zu bezeichnen als Blattspurbündel, von der Achse bis zum Blattgrund, Blattstielbündel, vom Blattgrund bis zur Spreitenbasis, und als Nervenbündel, in der Blattspreite.

Die anatomische Untersuchung wurde zuerst vorgenommen an Objekten, die durch Kochen mit Chloralhydrat durchsichtig gemacht waren. In seltenen Fällen genügte diese Methode *(Plantago, Helleborus)*; in den meisten Fällen jedoch konnten selbst gröbere Einzelheiten nicht damit erkannt werden. Zur Untersuchung solcher Stellen wurden Mikrotomserienschnitte angefertigt. Die Schnitte wurden mit Safranin gefärbt, wobei sich der Tracheenteil deutlich herausdifferenzierte; je nach dem Objekt mußte die Behandlung mit Safranin mehr oder weniger lange dauern. Diese Serienschnitte gestatteten einen ziemlich genauen Einblick in die Art und Weise des Leitbündelverlaufs. Doch auch bei dieser Untersuchungsmethode konnten nicht immer alle Einzelheiten genau verfolgt werden, da sich die Vorgänge in einem sehr eng umgrenzten Bezirke abspielen, und das zahlreiche Auftreten von Strang- und Bündelbrücken die Klarheit des Bildes beeinträchtigt. In diesem Falle trat die physiologische Untersuchung ergänzend hinzu.

Die physiologischen Untersuchungen. Auch hierüber verweise ich auf die genaueren Angaben bei Gerresheim (Kap. III b). Kurz sei nur folgendes erwähnt:

Bei Saugversuchen waren alle Leitungsbahnen ziemlich gleichmäßig mit Wasser versorgt. Es wurde nun ein Teil derselben durch Anschneiden oberhalb der unteren Schnittfläche geöffnet und an dieser Stelle ein mit Eosinlösung gefülltes Glasrohr eingeschaltet, sodaß bei Transpiration die zu diesen geöffneten Leitungsbahnen gehörenden Spreitenteile sich mit Eosinlösung versorgen mußten.

Bei Druckversuchen wurde der Blattstiel unten mit Kakaobutter abgeschlossen, oberhalb ein Teil der Leitungsbahnen geöffnet und in diese unter einem bestimmten Quecksilberdruck Eosinlösung eingepreßt; so war in den geöffneten Bahnen ein bestimmter Ueberdruck gegenüber den ungeöffneten vorhanden.

Solche Druckversuche wurden auch bei verhinderter Transpiration ausgeführt.

Ueber die benutzten Apparate vergleiche man die genaue Beschreibung bei Gerresheim.

Ein Druckgefälle, wie es bei diesen Druckversuchen hergestellt wurde, habe ich noch auf andere Weise erzielt. Die jeweilige Behandlung ist bei Besprechung der Einzelbeschreibungen und in Kap. II an zugehöriger Stelle beschrieben.

Für die Betrachtung der physiologischen Wirksamkeit der Leitungsbahnen in Blattstiel und Blattspreite hat sich im Laufe der Untersuchung eine dreifache Gliederung der Wasserbahnen ergeben. Betreffs genauerer Ausführungen sei auf Kap. VII verwiesen; hier seien nur kurz die Definitionen mitgeteilt:

Direkte Leitungsbahnen. Sie vermitteln den durchgehenden Wassertransport von der Achse bis in die Blattspreite; ihre Wirksamkeit zeigt sich bei den Saugversuchen.

Verbindungsbahnen. Sie vermitteln bei einem vorhandenen Druckgefälle einen Wasserausgleich zwischen den direkten Leitungsbahnen; ihre Wirksamkeit zeigt sich bei den Druckversuchen.

Das Verteilungsnetz. Innerhalb der direkten Leitungsbahnen und der größeren Verbindungsbahnen in der Spreite liegt das Verteilungsnetz, das die Verteilung des Wassers an die einzelnen Zellen des Mesophylls besorgt.

Schließlich sei an dieser Stelle noch bemerkt, daß Montemartini (1912) mitteilt, er stehe im Begriffe, die Beziehungen der Blattspurleitbündel zu den Blattstielleitbündeln zu untersuchen; nähere Mitteilungen darüber macht er in der betreffenden Abhandlung nicht.

Kapitel II.

Einzelbeschreibungen der von mir morphologisch und physiologisch untersuchten handnervigen Blätter.

In diesem Kapitel sollen die Resultate, wie sie aus der morphologischen Untersuchung einer Anzahl handnerviger Blätter erhalten wurden, behandelt werden. Ein Blatt ist jeweils als Typus aufgestellt, dem sich eine Reihe weiterer, zum Teil nicht genauer untersuchter, handnerviger Blätter mehr oder minder vollkommen unterordnen. Bei jedem Typus ist zu Beginn kurz auf die weiteren zu dem betreffenden Typus zu stellenden Blätter eingegangen; auch ist kurz angegeben, welchem der von Gerresheim untersuchten Typen der Fiederblätter der betreffende Typus des handnervigen Blattes sich anschließt. Die Reihenfolge der untersuchten Typen ist so gewählt, daß zuerst die Typen behandelt werden, die Bündelverbindungen auf jeder Höhe des Blattstiels haben, dann die mit 2, zum Schluß die mit einer Bündelverbindungszone (siehe Zusammenfassung Kap. III).

Es folgen zunächst die Typen, die Bündelverbindungen auf jeder Höhe des Blattstiels haben.

1. Typus. Plantago major L.

Kurze Charakteristik des Typus: Mehrere ziemlich gleichstarke Leitbündel, die parallel Blattstiel und Blattspreite durchziehen. Nur äußerst schwache Verbindungen zwischen ihnen.

Plantago schließt sich in seinem Leitbündelverlauf und der Stärke der Bündelverbindungen im Blattstiel an den Typus *Sambucus* bei Gerresheim an.

Von anderen von mir untersuchten Pflanzen gehören vor allem hierher die Monocotylen, z. B. *Majanthemum bifolium,* dessen Leitbündelverlauf im Blattstiel ähnlich dem von *Plantago* ist, nur daß die Bündelverbindungen noch weniger häufig und noch schwächer sind als bei *Sambucus* und *Plantago.* Ferner sind hier einzureihen die Piperaceen, die Debray (1885) untersucht hat. Ich untersuchte *Piper nigrum* und *Piper rigosum.* Bezüglich der Blattspreite ist zu bemerken, daß die Piperaceen fiederstreifigen Nervenverlauf (de Bary 1877 S. 313) besitzen, also der Mittelnerv enthält mehrere parallel laufende Bündel, die eines nach dem anderen in die Blattspreite ausbiegen, *Plantago* dagegen hat längsstreifige Nervatur (de Bary 1877 S. 313).

Anatomische Untersuchung.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blattspreite von *Plantago major* ist vom Blattstiel nicht deutlich abgesetzt; der Blattstiel geht allmählich in die Spreite über. Die Spreite ist ganzrandig; sie wird meist von 7 Nerven durchzogen, die vom medianen seitlich an Stärke abnehmen. Nach der Mitte der Spreite zu divergieren die Nerven schwach, nach der Spitze zu konvergieren sie wieder und legen sich bogig an einander an. Diese 7 Nerven sind durch ziemlich kräftige Sekundärnerven mit einander verbunden.

Anschluß des Blattstiels an die Achse, Bau der Leitbündel. Nach Pilger (1898 S. 307/08) treten bei *Plantago Cornuti* 5 Leitbündel in den Blattstiel ein, die später seitlich mehrere kleine Bündel abzweigen. Bei *Plantago major* treten meist 7 Leitbündel in den Blattstiel ein, die vom medianen seitlich an Größe abnehmen. Die beiden äußersten geben je ein feines Bündel nach außen ab. Auch die übrigen Bündel des Blattstiels geben feine Zweige ab, die zwischen den größeren Bündeln verlaufen und mit ihnen durch zahlreiche Bündelverbindungen in Beziehung stehen. Die Tracheen der Leitbündel sind zu Tracheenplatten angeordnet; zwischen den Tracheenplatten sind zahlreiche diffuse Verbindungen. Das Leitbündel ist von einer Endodermis umschlossen.

Genaue Beschreibung des Leitbündelverlaufs (hierzu Tafel I, Fig. 1). Der Leitbündelverlauf konnte völlig durch Aufhellen mit Chloralhydrat erkannt werden, Mikrotomschnitte brauchten nicht angefertigt zu werden, wie ohne weiteres aus der nach einem aufgehellten Stücke aus der Mitte des Blattstiels ausgeführten Zeichnung ersichtlich ist. Es sind am unteren Ende des gezeichneten Stückes die 7 Leitbündel der Blattspur vorhanden, die mit den Ziffern 1—7 bezeichnet sind, und die erwähnten kleinen Bündel, 8 an der Zahl, die mit den Buchstaben a—h bezeichnet sind. Man sieht, daß im Blattstiel zahlreiche Bündelverbindungen vorhanden sind zwischen je einem der 7 Blattspurbündel und dem ihm benachbarten kleinen Zwischenbündel; doch sind die Bündelverbindungen sehr klein; ihr Tracheenteil besteht aus höchstens bis zu 10 kleinen Tracheen. Nur die im Blattgrund von 1 und 7 nach außen abgegebenen kleinen Bündel (a und h) treten innerhalb des gezeichneten Blattstielstückes in keine weiteren Beziehungen zu den übrigen Blattstielbündeln; erst kurz vor der Spreite treten Bündelverbindungen zwischen ihnen und ihren benachbarten Bündeln 1 und 7 auf, was in dem gezeichneten Stücke nicht mehr zu erkennen ist. Eine besondere Richtung der Bündelverbindungen etwa nach dem medianen Bündel hin, wie es bei *Helleborus* (Typus 2) der Fall ist, oder von diesem weg, ist nicht zu erkennen. Infolge dieser Regellosigkeit in der Verteilung und der Kleinheit der Bündelverbindungen ändert sich auch das Querschnittsbild auf irgend einer Höhe des Blattstiels kaum, ebenso wenig wie die Größe der Leitbündel (vergl. Kap. IV, Tab. I). Eigentümlich sind beim Leitbündelverlauf die kurzen Verbindungen zwischen zwei kleinen Zwischenbündeln oder einem von diesen und dem ihm benachbarten Hauptbündel (z. B. an den mit α bezeichneten Stellen). Ferner die bogig verlaufenden Verbindungen zweier Bündel (z. B. bei β), die von dem einen Bündel steil und kurz abzweigen, während sie zu dem anderen einen langen, in spitzem Winkel abzweigenden Schenkel hinübersenden; ähnliche bogige Verbindungen finden sich bei den Kompositen (*Actinomeris* bei Gerresheim). Gegen die Blattspreite zu treten, wie aus Fig. 1 zu ersehen ist, die Bündelverbindungen sehr viel reichlicher auf (s. auch Kap. IV, Tab. I). Die schwachen Zwischenbündel gehen in der Spreitenbasis in das Maschennetz der Spreite über, während die 7 als Blattspurbündel in den Blattstiel eingetretenen Hauptbündel 1—7 sich direkt in den Nervenbündeln der 7 Spreitennerven fortsetzen

Kurze Zusammenfassung der genauen Beschreibung des Bündelverlaufs im Blattstiel: *Plantago major* zeichnet sich aus durch eine Anzahl ziemlich gleich starker Leitbündel, die kontinuierlich den Blattstiel und die Blattspreite durchziehen und nur durch äußerst feine, regellos auftretende, oft bogig verlaufende Bündelverbindungen mit einander in Beziehung stehen. Beim Uebergang vom Blattstiel in die Blattspreite ändern sich diese Verhältnisse nicht im geringsten, nur werden die feinen Bündelverbindungen etwas häufiger. Die kleinen Zwischenbündel zwischen den 7 Hauptbündeln gehen unmittelbar in das Maschennetz der Spreite über.

Physiologische Untersuchung.

Dem einfachen anatomischen Bau entsprechend gestalteten sich auch die physiologischen Versuche sehr einfach.

Bei Saugversuchen röteten sich naturgemäß die Spreitennerven, deren Leitbündel die direkte Fortsetzung derjenigen Blattstielbündel bildeten, welche für Eosin geöffnet waren, wie es ja nach dem anatomischen Befund ohne weiteres zu erwarten ist. Auf genau dieselbe Weise wirkten Druckversuche. Ich presste z. B. Eosin in die Blattstielbündel rechts vom Medianbündel ein und durchschnitt die Blattspreite parallel des Mediannerven links von diesem, sodaß die isolierte linke Spreitenseite nur durch die feinen Bündelverbindungen des Blattstiels versorgt werden konnte. Diese Versorgung fand aber nicht statt. Das zu den unter Druck stehenden Leitbündeln des Blattstiels zugehörige Spreitengebiet rötete sich fast momentan; die isolierte linke Spreitenhälfte verlor nach kurzer Zeit ihre Turgescenz, ohne eine Spur von Rötung aufzuweisen.

Wenn sich bei *Plantago* ein wirksamer Austausch in der Wasserversorgung vollziehen soll, so kann dies nur möglich sein durch die verhältnismäßig kräftigen Verbindungen der Primärnerven der Blattspreite durch die sekundären Verbindungsnerven. Die Wirksamkeit der Verbindungsbahnen in der Spreite zeigt ein Druckversuch, bei dem Eosin in die Leitbündel des Blattstiels rechts vom medianen

Leitbündel eingepreßt wurde. Die Spreite blieb ganz. Durch die unter Druck stehenden Bahnen des Blattstiels drang das Eosin in die direkte Fortsetzung derselben in den Nervenbündeln der rechten Spreitenseite, sodaß sich diese sofort rötete. Dann drang das Eosin durch die verbindenden Sekundärnerven in die linke Spreitenseite hinüber und drang dort abwärts in die Primärnerven und weiter in die Leitbündel der linken Blattstielseite. Deutlicher veranschaulicht folgender Versuch die verschiedene Wirksamkeit der Bündelverbindungen in Blattstiel und Blattspreite: 3 abgeschnittene Blätter mit ziemlich langen Blattstielen wurden in Wasser gestellt. Eines blieb als Kontrollblatt unverändert. Bei den beiden anderen war der Blattstiel an der Schnittfläche mit Kakaobutter abgeschlossen und oberhalb dieser Stelle waren durch eine Einkerbung die Blattstielbündel rechts vom Mittelbündel geöffnet. Bei dem einen dieser beiden Blätter war auch die Spreite parallel des Mediannerven links von diesem durchschnitten. Die Möglichkeit einer Wasserversorgung der 3 Blätter war dann folgende:

1. Blatt: normal.
2. Blatt: Versorgung der linken Spreitenseite möglich durch die Bündelverbindungen des Blattstiels und die der Blattspreite.
3. Blatt: Versorgung der linken Spreitenseite nur möglich durch die Bündelverbindungen des Blattstiels. (Länge der Strecke, auf der eine Versorgung durch die Bündelverbindungen des Blattstiels möglich war = 5 cm).

Es trat ein, was zu erwarten war: bei Blatt 3 konnten die Bündelverbindungen des Blattstiels der erhöhten Inanspruchnahme nicht genügen. Die linke Spreitenhälfte, die sie hätten mit versorgen können, verlor ihre Turgescenz; Blatt 2, das eine Mitversorgung der linken Spreitenhälfte durch die Bündelverbindungen der Blattspreite herbeiführen konnte, blieb turgescent. Das normale Blatt zeigte an, daß die Blätter während dieser Zeit in voller Gesundheit blieben.

Es sei zum Schluß nochmals betont, daß bei *Plantago major* ein Ausgleich in der Wasserversorgung nicht durch die Bündelverbindungen des Blattstiels, wohl aber durch die der Blattspreite möglich ist.

2. Typus. Helleborus foetidus L.

Kurze Charakteristik des Typus: 5—7bündelige Blattspur; zahlreiche Bündelverbindungen im Blattstiel, die von den seitlichen Bündeln nach dem medianen zu orientiert sind. Kurz vor der Spreite hat dieses mediane Bündel fast die gesamte Bündelmasse des Blattstiels in sich vereinigt.

Der Leitbündelverlauf vieler Ranunculaceen folgt dem in Fig. 2a, Taf. I dargestellten Schema: Das mediane Leitbündel des Blattstiels (a) spaltet sich in 3 Teilstücke (a', a und a''). Die seitlichen Blattstielbündel spalten sich in je 2 Teilstücke (z. B. b in b' und b''). Nun vereinigen sich je 2 benachbarte Teilstücke dieser Blattstielbündel mit einander. Wie *Helleborus* in seinem Leitbündelverlauf mit diesem typischen Bündelverlauf der Ranunculaceen übereinstimmt, ist weiter unten gezeigt. Auch bei anderen von mir untersuchten Ranunculaceen ist dieser typische Bündelverlauf in der mannigfachsten Weise modifiziert: *Menispermum dauricum* zeigt diesen typischen Leitbündelverlauf; in dem Blattstiel sind keine Bündelverbindungen, diese treten erst in der Spreitenbasis auf und zeigen das im Schema Fig. 2a charakterisierte Verhalten. *Trollius* und *Delphinium* haben bereits im Blattstiel zahlreiche Bündelverbindungen, in der Spreitenbasis keine. In dieser treten nur ein paar Teilungen ein, die Vereinigung der Teilstücke erfolgt erst in der Spreite selbst. Aehnlich verhält sich *Ranunculus montanus:* die Bündelverbindungen im Blattstiel sind hier aber auf 2 ganz feine Verbindungen beschränkt. Man sieht, daß bei den Ranunculaceen die Bündelverbindungen in der mannigfaltigsten Weise in Blattstiel und Blattspreite verteilt sind, indem sie bald auf die Spreitenbasis beschränkt sind *(Menispermum),* bald im Blattstiel und Blattspreite *(Delphinium, Trollius)* oder auch auf die Spreite allein beschränkt sind *(Ranunculus).* Erwähnt sei noch, daß bei *Delphinium* und *Menispermum* ein oberes Mittelbündel (dem Medianbündel gegenüberliegend) im Blattstiel vorhanden ist. Es entsteht aus der Vereinigung der beiden seitlichsten Blattstielbündel und trennt sich in der Spreitenbasis wieder in seine beiden Teilstücke.

Anatomische Untersuchung.

Aeußere Morphologie des Blattes. Das Blatt von *Helleborus* wird als fußförmig bezeichnet. Die Spreite ist neunlappig, der Mittellappen ist am frühesten isoliert; seitwärts hängen die einzelnen Spreitenlappen um so länger zusammen, je weiter entfernt sie vom Mittellappen sind. Jeder Lappen ist von einem starken Primärnerven durchzogen und von kleineren seitlichen Nerven, die aber bald in der Spreite ihr Ende finden.

Uebergang von Achse zum Blattstiel; Bau des Blattstieles. Das Leitungssystem der Achse von *Helleborus* besteht aus einem von zahlreichen Einzelbündeln gebildeten Bündelrohr. Aus diesem Bündelrohr lösen sich nach Goffart (S. 80) 3, nach meinen eigenen Beobachtungen meist 5, auch 7 Bündel heraus und treten in den Blattgrund ein. Die Leitbündel sind unten im Blattstiel zu einer ganz flachen Bündelrinne angeordnet; nach oben zu wird diese Bündelrinne entsprechend der Abrundung des Blattstiels schmäler und tiefer. Das einzelne Leitbündel besteht aus einem einzigen, von zahlreichen Tracheen gebildeten Tracheenzug mit wenigen dazwischenliegenden Parenchymzügen. Eine besonders ausgebildete Scheide ist nicht vorhanden.

Leitbündelverlauf im Blattstiel (hierzu Taf. I, Fig 2). Der Leitbündelverlauf im Blattstiel konnte völlig an Objekten erkannt werden, die mit Chloralhydrat durchsichtig gemacht waren. Fig. 2 zeigt diesen Leitbündelverlauf. In den Blattgrund waren 5 Leitbündel eingetreten, die von links nach rechts mit den Ziffern 2—6 bezeichnet sind. Die äußersten beiden Bündel 1 und 7 sind im Blattgrund von 2, bezw. 6 abgegliedert worden. Zwischen den Bündeln 7 und 6 und zwischen 4 und 5 hat bereits je eine Bündelverbindung stattgefunden. Die Bündel 2—6 sind ziemlich gleich groß, die beiden äußeren, erst nachträglich abgegliederten (1 und 7) sind klein. Diese beiden (1 und 7) enden kurz vor der Spreite blind (bei α), nachdem sie vorher den größten Teil ihrer Masse an das seitlich benachbarte Leitbündel abgegeben haben. Bei 7 ist dieser Vorgang schon eingetreten, wie erwähnt, bei 1 tritt er erst später (bei β) ein. Betrachtet man die zahlreichen übrigen Bündelverbindungen, so sieht man fast ausschließlich eine Richtung nach dem medianen Bündel hin. Dieses selbst gibt in der ganzen Länge der Fig. 2 keinen Zweig seitlich ab, vereinigt sich aber mit einer ganzen Anzahl von Zweigen, welche die ihm seitlich benachbarten Bündel abgeben. Nach oben zu wird das mediane Bündel immer größer, während gleichzeitig die seitlichen Leitbündel immer kleiner werden. Die Bündelverbindungen sind hier also alle Verbindungen im engeren Sinne (s. Einleitung) von den seitlichen Blattstielbündeln nach dem medianen hin; die seitlichen Blattstielbündel geben immerwährend Tracheenstränge ab, die sich schließlich fast alle dem medianen Leitbündel einordnen. Der Größenunterschied der Leitbündel unten im Blattstiel und oben im Blattstiel tritt deutlich hervor aus den in Kap. IV, Tab. II für *Helleborus* angegebenen Zahlen der in den Leitbündeln enthaltenen Tracheen: unten im Blattstiel ist die Anzahl der Tracheen in den einzelnen Leitbündeln ziemlich gleichmäßig, oben dagegen dominiert das mediane Bündel durch eine weitaus überwiegende Anzahl der Tracheen über die 4 noch außerdem vorhandenen Leitbündel. Die Bündelverbindungen sind unten im Blattstiel nicht sehr häufig, treten aber, wie ohne weiteres aus Fig. 2 zu ersehen ist, in der Nähe der Blattspreite sehr zahlreich auf.

Leitbündelverlauf in der Blattspreite (hierzu Taf. I, Fig. 3). Auch diese Stelle konnte völlig durch Aufhellen mit Chloralhydrat erkannt werden. Goffart gibt ebenfalls eine Zeichnung des Leitbündelverlaufs in der Spreitenbasis von *Helleborus* (Pl. IX, Fig. 243); doch ist seine Darstellung nicht richtig, da nach dieser Zeichnung der enge Zusammenhang aller Blattstielleitbündel, wie er sich bei der anatomischen und physiologischen Untersuchung zeigt, gar nicht vorhanden wäre Fig. 3 bildet die direkte Fortsetzung von Fig. 2. Beide Zeichnungen sind demselben Blatte entnommen. Die in die Spreitenbasis eintretenden Leitbündel (Fig. 3) sind von links nach rechts mit den Ziffern 1—7 bezeichnet, 4 ist das starke mediane Leitbündel; die Spreitenabschnitte sind von links nach rechts mit den Buchstaben a—i bezeichnet, e ist der Mittellappen. Die Buchstaben bezeichnen gleichzeitig auch den jeweiligen Mittelnerven des betreffenden Spreitenlappens. Das starke Mittelbündel 4 teilt sich bei γ in drei Teile; der mittlere bildet das Nervenbündel des Mittellappens (e); die beiden seitlichen Teilstücke entsenden bei δ auf der linken Seite das Nervenbündel des Lappens d; bei δ' auf der rechten Seite das Nervenbündel des Lappens f. Bei ε wird auf der linken Seite des Nervenbündel c abgegliedert; bei ζ tritt endlich die letzte Teilung ein, wodurch die Nervenbündel der Lappen b und a entstehen. Entsprechend tritt auf der rechten Seite bei ε' die Bildung des Nervenbündels g, bei ζ' die Bildung der Nervenbündel h und i ein. Die kleineren Blattstielbündel 1, 2, 3 und 5, 6, 7, die außer dem starken Medianbündel 4 unterhalb der Spreitenbasis noch vorhanden sind, vereinigen sich unterdessen an verschiedenen Stellen, die in Fig. 3 zum Teil mit x bezeichnet sind, mit dem Hauptstrang; nur 2 feine Bündel, die äußersten auf jeder Seite (1 und 7), sind schließlich noch selbständig von diesem Hauptstrang vorhanden, stehen aber indirekt in Beziehung zu diesen (das äußerste rechte 7 bereits in Blattstiel, in Fig. 2 bei y). Vor der Berührungsstelle zweier Spreitenlappen entsendet der Hauptstrang ein Teilstück (an den mit z bezeichneten Stellen), das sich gabelt und in jeden der beiden Spreitenlappen einen Zweig sendet, der dort den Mittelnerven parallel läuft, sich weiter teilt und bald in der Spreite in das Maschennetz derselben übergeht.

Zusammenfassung des Leitbündelverlaufes in Blattstiel und Blattspreite. Fassen wir das Ergebnis der genauen Untersuchung des Leitbündelverlaufes im Blatt von Helleborus zusammen: Im Blattstiel sind zahlreiche Bündelverbindungen vorhanden. Sie sind fast ausschließlich in der Richtung auf das mediane Bündel zu orientiert. Besonders häufig werden sie in der Nähe der

Blattspreite. Während die seitlichen Blattstielbündel nach oben zu an Größe abnehmen, nimmt das mediane Bündel an Größe sehr zu durch Aufnahme vieler von den seitlichen Leitbündeln abgegebener Tracheenstränge; kurz vor der Spreite bildet es fast die gesamte Masse der Leitungsbahnen des Blattstiels. In der Spreite teilt es sich in 3 Teilstücke, das mittlere bildet das Nervenbündel des Mittellappens; die seitlichen geben durch successive weitere Abspaltung den übrigen Nervenbündeln der anderen Spreitenlappen ihren Ursprung. Die noch außer dem starken medianen Leitbündel vorhandenen Blattstielbündel setzen sich in der Spreite an diese beiden Hauptstränge an.

Physiologische Untersuchung.

Saugversuche. In Eosinlösung gestellte Blätter von Helleborus zeigten bereits nach 10 Minuten eine deutliche Rötung der Spreitennerven. War bei Saugversuchen irgend eine Leitungsbahn im Blattstiel für Eosinlösung geöffnet, so zeigten sich in der Blattspreite stets nur zusammenhängende Partien gefärbt; bei allen Bündelverbindungen kommen also keine Bündeldurchkreuzungen vor. Alle Tracheenstränge bleiben in den Bündeln der Blattnerven so zu einander gelagert, wie sie in den Blattspurbündeln in den Blattstiel eingetreten waren. Dieses ganze komplizierte System von Bündelverbindungen wirkt wie ein einfaches Rinnenbündel, wie es für *Saxifraga* (Typus 3) und für *Polemonium* (bei Gerresheim) beschrieben ist.

Ich habe eingangs erwähnt, daß viele Ranunculaceen einen typischen Leitbündelverlauf zeigen, wie er in Fig. 2a schematisch dargestellt ist. Auch für *Helleborus* bestätigen die physiologischen Versuche diesen typischen Leitbündelverlauf: Ich öffnete für Eosinlösung ein Leitbündel ganz unten im Blattstiel, wo die ursprünglichen Verhältnisse der eintretenden Blattspurbündel noch möglichst wenig durch schon eingetretene Bündelverbindungen verwischt sind. Dabei ließ sich folgendes beobachten: Das geöffnete Blattstielbündel war das zweite nach rechts vom medianen Bündel aus (also Bündel 6 in Fig. 2). Nun zeigte sich in der Blattspreite bei ζ', wo sich das Nervenbündel g abspaltet, daß sich hier die durch Eosin gefärbten Tracheenstränge, die also die direkte Fortsetzung des Blattstielbündels 6 bilden, in zwei Teilstücke gespalten hatten, von denen das linke den rechten Teil des Nervenbündels g, der rechte den linken Teil des Nervenbündels h bildete. Vergleicht man diese Feststellung mit der schematischen Fig. 2a, so sieht man sehr deutlich bei *Helleborus* den typischen Leitbündelverlauf der Ranunculaceen hervortreten.

Druckversuche. Bei Druckversuchen wirkten die Bündelverbindungen sehr kräftig: es wurde z. B. ziemlich dicht unterhalb der Spreite Eosin in die rechts vom Mittelbündel liegenden Blattstielbündel eingepreßt. Bereits nach 15 Minuten war sehr deutliche Rötung sämtlicher Spreitennerven eingetreten. Druckversuche mit *Delphinium elatum* zeigten ebenfalls eine schnelle Ausgleichswirkung der Bündelverbindungen.

3. Typus. Saxifraga rotundifolia L.

Kurze Charakteristik des Typus: Zweibündelige Blattspur, die zu einem einzigen Rinnenbündel vereinigt in den Blattstiel eintritt und im ganzen Blattstiel unverändert bleibt. Umgestaltung zu den Bündeln der Spreitennerven durch einfache wiederholte Spaltung.

Saxifraga entspricht in seinem Leitbündelverlauf im Blattstiel dem Typus *Polemonium* bei Gerresheim. Betreffs des Unterschiedes in der Bildung der Nervenbündel der Blattspreite aus den Leitbündeln des Blattstiels, bezw. die Abgabe der Blättchenspurbündel sei bemerkt, daß sich bei *Saxifraga* das Rinnenbündel des Blattstiels in der Spreitenbasis simultan in die Bündel der Spreitennerven spaltet, während bei *Polemonium* die Bildung der Blättchenspurbündel successive von den Flanken des Rinnenbündels der Blattspindel vor sich geht.

Viele Arten der Gattung *Saxifraga* bilden die Nervenbündel der Blattspreite aus dem Rinnenbündel des Blattstiels genau wie *Saxifraga rotundifolia* durch wiederholte Spaltung. Bei Arten mit nicht scharf abgesetzter Spreite tritt schon unten im Blattstiel eine Spaltung des Rinnenbündels ein

(Thouvenin 1890, S. 33 und 34). Andere Saxifragaceen verhalten sich in ihrem Leitbündelverlauf prinzipiell genau so wie *Saxifraga rotundifolia*, von einigen unwesentlichen Verschiedenheiten abgesehen. *Heuchera americana* hat z. B. eine dreibündelige Blattspur, ebenso *Ribes*. Bei *Ribes* schließen sich die 3 Bündel der Blattspur schon im Blattgrund zu einer Bündelrinne zusammen, bei *Heuchera* geschieht die Vereinigung ist erst ziemlich oben im Blattstiel. Diese Bündelrinne spaltet sich genau wie bei *Saxifraga rotundifolia* in die Nervenbündel der Blattspreite.

Zum Typus *Saxifraga* gehören ferner die Scrofulariaceen, von denen ich *Linaria cymbalaria*, *Maurandia erubescens*, *Antirrhinum majus* mit der Aufhellungsmethode untersucht habe. Ferner verhalten sich *Cannabis sativa* und *Viola odorata* genau so, ebenso *Gunnera*, die Schnegg (1902, S. 161) beschrieben hat: Die Teilungsvorgänge in der Spreitenbasis bestehen hier in einer einfachen 3 Spaltung. Auch *Hydrophyllum canadense* kann hierzu gerechnet werden; neben der großen Bündelrinne sind nur noch ein oder zwei sehr kleine seitliche Bündel vorhanden. Chatin gibt (1897, S. 466 und 467) eine Liste von Pflanzen der „*Dicotylédones corolliflorae*“, die alle ein Leitbündel im Blattstiel besitzen und nebst den erwähnten Pflanzen zu diesem Typus *Saxifraga* gestellt werden können, sofern die handförmige Nervatur in der Blattspreite besitzen; solche mit Fiedernervatur schließen sich dem Typus *Polemonium* an (Gerresheim).

Anatomische Untersuchung.

Aeußere Morphologie des Blattes. Blattstiel und Blattspreite von *Saxifraga rotundifolia* sind scharf von einander abgesetzt. Die Spreite ist rundlich, der Rand ist sehr grob, spitz gekerbt. Die Primärnerven sind in der Anzahl von etwa 11 vorhanden.

Anschluss des Blattstiels an die Achse. Thouvenin (1890, S. 27) gibt für alle Saxifragaceen eine 1bündelige Blattspur an. Für *Saxifraga rotundifolia* hat Leist (1890, S. 100) genauer den Anschluß der Blattstielbündel an die Blattspurbündel untersucht: „Im Rhizom befinden sich 3 Bündel mit wenigen, aber weiten Tracheen. In den successiven Knoten spalten sich diese 3 Bündel der Reihe nach in 2 Schenkel, und in die so entstandene Lücke tritt jeweils die neue Blattspur. Diese spaltet sich sofort nach ihrem Eintritt in 2 Hälften, die sich unmittelbar links und rechts an die durch Gabelung entstandenen Schenkel anlegen. Der eine Schenkel vereinigt sich unter dem Knoten mit dem ihm rechts benachbarten Bündel, während der andere erst 2 Internodien tiefer an das links von ihm liegende Bündel sich anlegt“.

Bau des Blattstiels. In den Blattstiel tritt dann die 2bündelige Blattspur, schon zu einem einzigen Rinnenbündel vereinigt, ein. Das Leitbündel ist im Querschnitt fast kreisrund, etwas elliptisch. Auf der oberen, der Achse zugewandten Seite, trennt eine Gruppe von Sklerenchym die beiden Flanken des Rinnenbündels. Auf der entgegengesetzten Seite liegt dem Leitbündel eine Sklerenchymrinne auf. Der Tracheenteil besteht aus Tracheenzügen von 1 bis mehreren Tracheen. Die Verbindung zwischen den einzelnen Tracheenzügen wird durch diffuse Verbindungen hergestellt, wie es aus den physiologischen Versuchen hervorgeht. Man vergleiche hierüber auch das in Kap. IV, Tab. VII Gesagte. Das ganze Leitbündel wird von einer Endodermis im Tertiärzustand umschlossen. In der ganzen Länge des Blattstiels bleiben die Verhältnisse so, nur schwindet allmählich das Sklerenchym, zuerst die Gruppe zwischen den Flanken des Rinnenbündels.

Die Teilungen in der Spreitenbasis. (Hierzu Taf. I, Fig. 4). Der Uebergang von Blattstiel und Blattspreite vollzieht sich in der denkbar einfachsten Weise. Fig. 4 zeigt die Verhältnisse eines 6,08 mm großen Stückes, das in 608 Mikrotom-Serienschnitte zu je 10 μ zerlegt wurde. Die Nervenbündel der Spreite sind, soweit die Teilungen in die Bündel der Primärnerven am Ende der Schnittserie bereits erfolgt sind, in der oberen Querschnittsfigur von links nach rechts mit den Ziffern 1—7 bezeichnet. Schon bei Beginn der Schnittserie hat sich das Rinnenbündel des Blattstiels in 2 Teilstücke geteilt, ein größeres linkes (a) und ein kleineres rechtes (b). Das größere Teilstück a enthält die Nervenbündel der linken Spreitenseite samt dem Bündel des Mittelnerven. Das rechte Teilstück b enthält die Nervenbündel der rechten Seite. Von den weiteren Teilungen tritt auf der linken Seite bei α (= 2120 μ) eine Zweiteilung ein in ein größeres linkes Teilstück, das die in Fig. 4 angedeuteten Nervenbündel 1—3 enthält, und ein kleineres rechtes Teilstück: das Bündel des Mittelnerven der Spreite (4). Die vereinigten Bündel 1—3 teilen sich bei β (= 5120 μ) wiederum. Der rechte Teil bildet nach nochmaliger Teilung bei γ (= 5760 μ) die Bündel der Spreitennerven 2 und 3, der linke Teil ist vorläufig noch einheitlich, teilt sich aber bald in der Spreite noch mehrmals und veranlaßt so die Bildung der übrigen Primärnervenbündel.

Auf der rechten Seite tritt bei α' (= 3130 μ) eine Zweiteilung ein. Der linke Teil bildet nach nochmaliger Teilung bei γ' (= 5760 μ) die Nervenbündel 5 und 6. Der rechte teilt sich erst später in der Spreite in die übrigen Nervenbündel der rechten Seite, entsprechend wie 1. Die Teilungen gehen sehr einfach vor sich: Das Bündel schnürt sich etwas ein und die so entstandenen Teilstücke weichen aus einander; jedes Teilstück nimmt dann durch nachträgliche Krümmung die ursprüngliche ziemlich gekrümmte Gestalt, wie sie das Rinnenbündel des Blattstiels zeigt, wieder an. Von komplizierten Vorgängen ist nur einer zu erwähnen, der aber keine große Bedeutung haben kann: bei der Spaltung eines Bündels tritt, nachdem die beiden Teilstücke aus einander gewichen sind, eine kleine Gruppe von 2—4 sehr kleinen Tracheen von der einen Flanke des jeweils sich teilenden Rinnenbündels an die andere Flanke des betreffenden Teilstückes, in der Weise, wie es in Fig. 4 die Pfeile andeuten. Für *Heuchera* ließen die physiologischen Versuche auch erkennen, daß von der einen Flanke der Bündelrinne des Blattstiels direkte Leitungsbahnen in die andere Spreitenseite hinüberführten und zwar in den äußersten Rand derselben; in den beobachteten Fällen versorgte die rechte Flanke der Bündelrinne des Blattstiels einen kleinen Teil des äußersten linken Spreitenrandes mit, ähnlich wie es für *Alchemilla* (Typus 8) beschrieben ist. Bei *Saxifraga* ließen sich ähnliche Vorgänge nicht feststellen; anatomisch nicht, weil in der vorliegenden Schnittserie die Teilung der Bündelrinne des Blattstiels bereits eingetreten war; physiologisch nicht aus den weiter unten angeführten Gründen. Jedenfalls ist ein ähnlicher Vorgang bei *Saxifraga* wohl möglich, aber wegen der Kleinheit der beteiligten Leitbündelteile für die allgemeine Versorgung der Blattspreite belanglos.

Zusammenfassung der Untersuchung der Spreitenbasis. Kurz zusammengefaßt ist das Ergebnis der Untersuchung der Spreitenbasis folgendes: Das Rinnenbündel des Blattstiels spaltet sich erst in 2 Teilstücke, von denen das rechte durch successive weitere Spaltung die Bündel der Primärnerven der rechten Spreitenseite ohne das Bündel des Mediannerven bildet, während das linke Teilstück durch successive weitere Spaltungen die Bündel der Primärnerven der linken Spreitenseite samt dem Bündel des Mediannerven bildet. Komplikationen treten nur in ganz bedeutungslosem Umfange auf.

Physiologische Untersuchung.

Saugversuche. Den einfachen anatomischen Verhältnissen im Leitbündelverlauf entsprechend gestalteten sich auch die Saugversuche sehr einfach. Eine Durchkreuzung von Tracheensträngen findet nicht statt. Demnach färbten sich je nachdem, welche Teile des Rinnenbündels im Blattstiel für Eosin geöffnet waren, die entsprechenden Partien der Blattspreite; z. B. war das rechte Drittel des Blattstielbündels geöffnet und dementsprechend röteten sich die Nerven des rechten Drittels der Blattspreite.

Druckversuche. Zu Druckversuchen benutzte ich eine andere *Saxifragacee*, *Heuchera americana*, weil bei *Saxifraga rotundifolia* wegen der Kleinheit des Blattstielbündels eine gewünschte Partie desselben nicht sicher genug geöffnet werden konnte. *Heuchera* besitzt, wie schon erwähnt, 3 Leitbündel im Blattstiel, die sich erst ziemlich oben im Blattstiel zu einer Bündelrinne zusammenschließen; sonst sind dieselben Verhältnisse wie bei *Saxifraga*. Wurde in eines der 3 Blattstielbündel Eosin eingepreßt, so verteilte es sich in sämtliche Nerven der Blattspreite, auch wenn diese zwischen allen Primärnerven diesen parallel durchschnitten war, so daß ein Ausgleich nur durch die innerhalb des Rinnenbündels im Blattstiel vorkommenden diffusen Verbindungen stattfinden konnte. Dabei ließ sich gut beobachten, wie die Rötung in der Spreite von der unter direktem Druck stehenden Partie seitlich fortschreitet; z. B. rückte die Färbung, wenn das rechte Blattstielbündel *Heuchera's* für Druck geöffnet war, allmählich von rechts nach links in der Spreite vor, was sich besonders schön bei schlechtem Transpirationswetter zeigte, da die Färbung dann nur langsam vorrückte. Bei solch schlechter Transpiration (Temperatur = 10° C, Feuchtigkeit = 64%, 50 cm Quecksilberdruck) konnte es vorkommen, daß aus den Wasserspalten der Spreitenseite, die unter direktem Druck stand, also von ihren direkten Leitungsbahnen versorgt wurde, Eosintröpfchen ausgetreten waren, während die vom direkten Wege am entferntesten Spreitenteile, die also nur durch die seitlichen Verbindungsbahnen versorgt werden konnten, noch gänzlich ungefärbt waren. Die Wasserversorgung kann also viel schneller durch die direkten Leitungsbahnen vor sich gehen, als durch die Verbindungsbahnen, die bei *Heuchera* und *Saxifraga* als diffuse Verbindungen innerhalb der Leitbündel des Blattstiels ausgebildet sind.

4. Typus. Liquidambar styraciflua L.

Kurze Charakteristik des Typus: 3bündelige Blattspur. Im Blattgrund Verzweigungen und Durchkreuzungen; im Blattstiel Zusammenschluß zu einem Bündelrohr.

In der Spreitenbasis werden bei Bildung der Nervenbündel die im Blattgrund vorkommenden Durchkreuzungen wieder rückgängig gemacht.

Verwandtschaftlich nahe stehen *Liquidambar Ruta graveolens* und *Dictamnus albus*, die Gerresheim untersucht hat. Bei *Ruta* kommt es im Blattstiel nur zum Zusammenschluß der Blattspurbündel zu einem Rinnenbündel, bei *Dictamnus* wie bei *Liquidambar* zur Bildung eines Bündelrohrs im Blattgrund; doch kommen hier keine Durchkreuzungen vor.

Zu dem Typus *Liquidambar* gehört eine ganze Anzahl von Blättern von Bäumen oder Sträuchern. Von untersuchten Pflanzen mögen hier erwähnt werden: *Acer*, *Aesculus*, *Ptelia*, *Vitis*, *Fraxinus*, ferner das von Gerresheim untersuchte einfache Blatt von *Viburnum cotinifolium*. Sie alle zeichnen sich aus durch Zusammenschluß der Blattspurbündel im Blattstiel zu einem Bündelrohr, wobei im Blattgrund Bündeldurchkreuzungen ganz in der weiter unten für *Liquidambar* beschriebenen Art und Weise vorkommen. Bei den Teilungen in der Spreitenbasis wird dieser Vorgang wieder rückgängig gemacht. Das von Gerresheim untersuchte *Viburnum* verhält sich genau wie *Liquidambar*. Die übrigen erwähnten Pflanzen zeigen wenigstens in großen Zügen den für *Liquidambar* geschilderten Leitbündelverlauf. Auf genauere Einzelheiten kann natürlich nicht eingegangen werden, da diese Blätter nicht so genau wie *Liquidambar* untersucht wurden. Es sei schließlich noch betreffs weiterer Einzelheiten auf Kap. VII verwiesen.

Anatomische Untersuchung.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blattspreite von *Liquidambar styraciflua* ist 5lappig; die Spreite ist zwischen den einzelnen Lappen nur sehr sanft eingebuchtet. Jeder Lappen ist von einem starken Primärnerven durchzogen. Außer diesen 5 Primärnerven verlaufen im äußersten linken und rechten Spreitenrande noch je ein sehr kleiner Primärnerv, sodaß im ganzen 7 Primärnerven in der Blattspreite vorhanden sind.

Anschluß des Blattstiels an die Achse. Die Achse von *Liquidambar* besitzt einen Holzkörper, auf dessen Innenseite zahlreiche Sekretgänge liegen. Beim Austritt einer Blattspur lösen sich 3 Tracheengruppen aus dem Holzkörper mit je einem Sekretgang heraus und treten in den Blattgrund ein.

Bau des Blattgrundes und des Blattstiels. Der Blattgrund von *Liquidambar* ist zu einem Gelenkpolster augebildet; in diesem Gelenkpolster lösen sich die 3 Blattspurbündel in einer Anzahl von Teilstücken auf, die sich am Ende des Polsters im Blattstiel zu einem Bündelrohr zusammenschließen. Der Bau dieses Bündelrohrs des Blattstiels ist folgender (Fig. 5 c). Ein rings geschlossener, ziemlich starker Sklerenchymmantel umgibt das ganze Bündelrohr; es folgt der Siebteil, der den Tracheenteil rings umschließt. Innerhalb des Tracheenteils liegt Parenchym und 3 Sekretgänge. Außerhalb des Haupttracheenteiles liegen noch auf der der Achse zugewandten Seite im Siebteil 2 kleine, im Querschnitt kreisrunde Tracheenteile (ζ und η in Fig. 5 c). Sie trennen sich bald im Blattstiel von dem eigentlichen Bündelrohr los und bilden dann 2 kleine selbständige Bündelrohre, in der Weise, wie es Fig. 6 a zeigt. Die Tracheen sind zu hohen Tracheenplatten angeordnet, die durch innere Verbindungen in seitlichem Zusammenhang mit einander stehen.

Im Blattgrund lösen sich, wie erwähnt, die 3 Blattspurbündel in eine Anzahl Teilstücke auf; gleichzeitig zeigen sich gewisse anatomische Veränderungen gegenüber den Leitbündeln im Blattstiel: Es fehlt alles Sklerenchym, was nach Sperlich (1910) im Gelenkpolster der Menispermaceen, die noch nicht fertig reagiert haben, die Regel ist, da sie solange einen etwas embryonalen Charakter behalten. Ferner fehlen im Polster von *Liquidambar* die inneren Verbindungen, die den seitlichen Zusammenhang der Tracheenplatten im Blattstiel herstellen. Diese 3 Modifikationen im Bau des Gelenkpolsters von *Liquidambar* gegenüber dem Bau des Blattstiels (das Fehlen von Sklerenchym, die Auflösung der Blattspurbündel in einzelne Teilstücke, die völlige Auflösung der einzelnen Teilstücke in einzelne Tracheenplatten durch das Fehlen der inneren Verbindungen) mag eine bessere Beweglichkeit des Gelenkpolsters garantieren, da alle Teile leichter gegen einander verschiebbar sind. Im Gegensatz zu der biegungsfähigen Ausbildung des Gelenkpolsters steht die oben geschilderte biegungsfeste Konstruktion des Blattstiels.

Genaue Beschreibung der Teilungsvorgänge im Blattgrund. (Hierzu Taf. II, Fig. 5). Fig 5 zeigt 3 charakteristische Querschnittsbilder durch einen untersuchten Blattgrund; die Teilungsvorgänge konnten leicht an successiven Handquerschnitten verfolgt werden. Mikrotomserienschnitte, die ich zur Sicherheit durch den Blattgrund anfertigte, ergaben kein anderes Resultat. Fig. 5 a zeigt zunächst die in den Blattgrund eintretende 3bündelige Blattspur zu einer Bündelrinne angeordnet. Die 3 Leitbündel sind von links nach rechts mit den Ziffern I—III bezeichnet. Die schraffierten Teile deuten den Tracheenteil, die punktierten den Siebteil, die dunkel gehaltenen Sklerenchym, die Kreise Sekretgänge an.

Jedes der 3 Blattspurbündel beginnt nun an jeder Flanke ein kleines Teilstück abzuschnüren (a—f Fig. 5 a), die sich in der durch die Krümmung der Pfeile angedeuteten Art und Weise zu drehen beginnen und sich dann gegenüber den 3 ursprünglichen, jetzt noch viel größeren Bündeln I, II und III, Tracheenteil gegen Tracheenteil so anzuordnen, wie es Fig. 5 b zeigt. Inzwischen haben sich auch der linke und der rechte Sekretgang geteilt und rücken in der Richtung der Pfeile nach außen. Um diese beiderseitigen Teilsekretgänge gruppieren sich nun auf der linken Seite weitere kleine von Bündel I auf der linken Flanke in der Richtung des Pfeiles abgeschnürte Teilstücke (Fig. 6 b x), das erste von I abgeschnürte Teilstück a und ein kleiner linker Teil des von I auf der rechten Flanke abgegebenen Teilstückes b, der sich jetzt abschnürt (Fig. 5 b y), zu einem Kreise zusammen, der sich nachher schließt und so das linke kleine Bündelrohr (ζ der Fig. 5 c) bildet. Entsprechend entsteht auf der rechten Seite das kleine Bündelrohr aus weiteren von Bündel III auf der rechten Flanke abgeschnürten Teilstücken, dem ersten von diesem Bündel rechts abgeschnürten Teilstück f und einem kleinen Teile des von der linken Flanke von III abgeschnürten Teilstückes e.

Die übrig bleibenden Teile, Bündel I—III, und deren Teilstücke b bis e schließen sich nun zu einem einheitlichen Bündelrohr zusammen von der Querschnittsform, wie sie Fig 5 c zeigt. In dieser Abbildung 5 c ist durch die Linien x^1—x^3 und x^2—x^4 angedeutet, wie die Tracheenstränge des Bündelrohrs des Blattstiels zu den 3 Blattspurbündeln I—III gehören. Die Tracheenstränge, die im Winkel zwischen x^1 x^4 liegen, stammen von Blattspurbündel I, die im Winkel zwischen x^1 x^2 von Blattspurbündel II und die im Winkel zwischen x^2 x^3 von Blattspurbündel III. Diese Fig. 5 c zeigt uns den Bau des Blattstiels von *Liquidambar*.

Zusammenfassung der Untersuchung des Leitbündelverlaufs im Blattgrund. Die Tracheenstränge der beiderseitigen Flanken der 3 Blattspurbündel schnüren sich von diesen ab und orientieren sich gegenüber den verbleibenden viel größeren Mittelstücken derselben an. Im Blattgrund bleiben alle Teilstücke noch isoliert. Erst im Blattstiel schließen sie sich, ohne ihre geschilderte gegenseitige Orientierung zu einander zu ändern, zu einem geschlossenen Bündelrohr zusammen. Fig. 5 c zeigt das Querschnittbild dieses Bündelrohrs.

Genaue Beschreibung der Teilungen in der Spreitenbasis. (Hierzu Taf. II, Fig. 6). Das zusammenhängende Bündelrohr des Blattstiels, wie es Fig. 5 c zeigt, löst sich oben im Blattstiel wieder auf; gleichzeitig schwindet das Sklerenchym und die inneren Verbindungen. Die beiden kleinen Bündelrohre ζ und η (Fig. 5 c und 6 a) können sich schon ziemlich weit unten im Blattstiel vom Hauptbündelrohr loslösen, die völlige Auflösung des Bündelrohrs beginnt erst dicht unterhalb der Blattspreite. Die Teilungsvorgänge wurden untersucht an Mikrotomserienschnitten durch eine 9,18 mm großes Stück, das in 918 Schnitte zu je 10 μ zerlegt war. Figur 6 zeigt die 3 charakteristischsten Querschnittsbilder aus dieser Schnittserie. Die völlige Auflösung des Bündelrohrs des Blattstiels zeigt Fig. 6a, die bei 3600 μ aufgenommen wurde. Die zu den 3 Blattspurbündeln gehörigen Tracheenstränge sind wiederum durch die Winkel zwischen den Linien x^1—x^3 und x^2—x^4 kenntlich gemacht, genau wie in Fig. 5 c. Es sind hier 7 Teilstücke vorhanden, die mit den Buchstaben α—η bezeichnet sind. ζ und η sind die beiden kleinen Bündelrohre, deren Bildung vorher genau geschildert wurde. α, β, γ entsprechen in derselben Reihenfolge den Mittelstücken der 3 Blattspurbündel I, II und III. δ und ε sind aus Tracheensträngen aller 3 Blattspurbündel zusammengesetzt, wobei der Anteil des Medianblattspurbündels II in der Mitte, der von I und III auf der jeweils diesen zugekehrten Seite liegt. Die Zugehörigkeit der Teilstücke α—δ ist durch Vergleich der beiden Abbildungen 5 c und 6 a ohne weiteres klar. Das Bündelrohr der Fig. 5 c hat sich an den mit ω bezeichneten 4 Stellen aufgelöst. Das Teilstück ε hat sich folgendermaßen gebildet: An den beiden Trennungsstellen des Bündelrohrs der Fig. 5 c ω' ist das an der Trennungsstelle liegende Stück in das Innere des Bündelrohrs gerückt; es bestand aus einem Teile von II und von I auf der linken, von III auf der rechten Seite. Beide Teilstücke vereinigen sich mit ihrem von II stammenden Anteil, der jetzt also in der Mitte liegt, und orientieren sich gegenüber dem Teilstück δ Tracheenteil gegen Tracheenteil, so wie es Fig. 6 a zeigt. Auf der Höhe der Fig. 6 a beginnen nun die Teilstücke ε und δ auf der rechten Seite einen Teil ihrer Tracheen abzuschnüren, ε nur wenige, etwa 20 Tracheen, δ einen größeren Teil; die beiden Teilstücke drehen sich dann einander zu (das von δ abgegebene Teilstück in der Richtung des Uhrzeigers, das von ε abgegebene Teilstück umgekehrt, wie es in Fig. 6 a die Krümmung der Pfeile andeutet), vereinigen sich mit einander und orientieren sich gegenüber von γ in der in Fig. 6 a angedeuteten Art und Weise Tracheenteil gegen Tracheenteil an. Während dieses Vorganges hat sich der größere Teil von ε nach rechts herumgedreht und an den größeren verbleibenden Teil von δ angelegt, wie es Fig. 6 b zeigt. Dann wiederholt sich der eben für die rechte Seite geschilderte Vorgang auf der linken: ε löst sich wieder von δ in der Richtung des in Fig. 6 b angedeuteten Pfeiles los, aber nur mit der linken Hälfte seiner früheren Masse, die andere rechte Hälfte bleibt mit der rechten Seite von δ vereinigt. Die linke Hälfte von ε schnürt nun auf der linken Seite ein Teilstück ab (nur etwa 3 Tracheen), ebenso δ auf der linken Seite ein größeres Teilstück; beide drehen sich in der durch die Krümmung der Pfeile in Fig. 6 b angedeuteten Weise einander zu und ordnen sich α gegenüber an, wie es Fig. 6 c zeigt. Die linke Hälfte von ε vereinigt sich dann mit der linken Seite der übrig gebliebenen Masse von δ. Man sieht, daß auf diese Weise die beiden Teilsücke von ε, die von ver-

schiedenen Flanken des Bündels β stammen, wieder auf ihre ursprüngliche Seite gelangen. Inzwischen haben sich auch die beiden kleinen Bündelrohre ζ und η zu einer Bündelrinne geöffnet und teilen sich in je zwei Hälften (Fig. 6 b). Die den übrigen Bündeln zugewandte Hälfte nähert sich diesen etwas, während die andere sich in der Richtung des Pfeiles (Fig. 6 b) etwas dreht und als kleinstes seitlichstes Primärnervenbündel (1 auf der linken, 7 auf der rechten Seite, Fig. 6 c) in die Spreite eintritt. Die endgültige Umgestaltung der übrigen Nervenbündel der Spreite aus den Leitungsbahnen des Blattstiels vollzieht sich folgendermaßen. Wir sind bis zur Betrachtung der Fig. 6 c gelangt. In dieser sind durch Teilungsstriche die Gebiete der 7 Blattnervenbündel angedeutet, die von links nach rechts mit den Ziffern 1—7 bezeichnet sind.

Nervenbündel 4: Die Mittelstücke von δ und ε haben sich nach den beschriebenen Vorgängen β gegenüber angeordnet, Tracheenteil gegen Tracheenteil, wie es Fig. 6 c zeigt. Beide bilden das Bündel des medianen Spreitennerven 4.

Durch Vergleich der Teilungen in Fig. 5 und 6 kann man feststellen, daß dieses Nervenbündel 4 schließlich alle vom Medianblattspurbündel stammenden Tracheen enthält.

Nervenbündel 5: γ schnürt auf der rechten Seite ein kleines Teilstück ab, ebenso das ihm gegenüberliegende aus Teilen von ε und δ bestehende Stück. Der größere verbleibende Teil bildet das Bündel des Blattnerven 5.

Nervenbündel 6: Die beiden kleineren eben erwähnten Teilstücke vereinigen sich nun mit der oberen Hälfte des Bündels η. Diese hat sich inzwischen geteilt; die Teilstücke drehen sich in der durch die Krümmung der Pfeile (Fig. 6 c) angedeuteten Weise. Die rechte Hälfte vereinigt sich mit dem von γ abgeschnürten Teilstück, die links mit dem Teilstück, welches das γ gegenüberliegende Bündel abgeschnürt hat. Die beiden letzteren orientieren sich dann den beiden ersteren vereinigten Teilstücken gegenüber an und bilden so das Nervenbündel 6.

Die Bildung des Nervenbündels 7 ist bereits erwähnt.

Gang analog geschieht auf der linken Seite die Bildung der Nervenbündel 1—3; der Vorgang ist durch Fig. 6 c in Verbindung mit der eben für die rechte Seite gegebenen Beschreibung ohne weiteres verständlich, sodaß eine nochmalige Beschreibung überflüssig erscheint.

Zusammenfassung der Untersuchung des Leitbündelverlaufs in der Spreitenbasis. Als hauptsächlichstes Ergebnis der Teilungen in der Spreitenbasis erhalten wir: Das geschlossene Bündelrohr des Blattstiels, wie es uns Fig. 5 c zeigt, löst sich oben im Blattstiel in viele Teilstücke auf. Durch komplizierte Teilungen gestalten sie sich zu den Bündeln der Blattnerven um. Diese Nervenbündel bestehen aus 2 Teilen, einem normal gelagerten Rinnenbündel und einem anormal gelagerten zweiten Rinnenbündel, das Tracheenteil gegen Tracheenteil über dem normalen Bündel liegt und seinen Siebteil der Blattoberseite zukehrt. Die anormal gelagerten Bündel bestehen aus den Flankenstücken der Blattspurbündel, die normal gelagerten aus deren Mittelstücken. Das Bündel des Mittelnerven leitet sich von dem medianen Blattspurbündel her, die Bündel der seitlichen Blattnerven von dem betreffenden seitlichen Blattspurbündel.

Abgabe der Sekundärnerven. (Hierzu Taf. I, Fig. 7). Bevor die Umgestaltung der Blattstielleitungsbahnen in die Leitbündel der Spreitennerven endgültig beendet ist, gibt das über dem normal gelagerten Bündel liegende Bündel noch auf jeder Seite ein Teilstück an dieses ab, doch verbleibt noch ein ziemlich großer Teil dieses Leitbündels in seiner anormalen Lagerung. Dem eigentümlichen Bau der Primärnerven entsprechend vollzieht sich auch die Abgabe der Sekundärnerven in einer vom normalen Fall verschiedenen Art und Weise. Fig. 7 zeigt die Abgabe eines Sekundärnerven; sie wurde an Mikrotomserienschnitten untersucht. Die Abbildung zeigt 3 charakteristische Querschnitte durch die Stelle, an der die Abgabe eines Sekundärnerven von einem Primärnerven stattfindet. Tracheenteil und Siebteil sind wie in Fig. 5 und 6 gezeichnet. In dieser Fig. 7 liegt die Blattoberseite nach unten, sodaß also der aufrecht stehende Querschnitt nach unten umgeklappt gedacht ist, um ein den übrigen Querschnittsbildern und Projektionen entsprechendes Bild zu erhalten, bei denen auch stets die Blattstiel- und Spreiten-Oberseite nach unten gerichtet ist. Wenn der Primärnerv sich zur Abgabe eines Sekundärnerven anschickt, so schnürt das normal orientierte Bündel (a in Fig. 7 a) erst ein Teilstück (x) auf der betreffenden Seite ab, auf der die Bildung des Sekundärnerven erfolgt. Dieses Teilstück tritt (in vorliegendem Falle) nach rechts in die Blattspreite. Gleichzeitig schnürt das anormal gelagerte Bündel (b in Fig. 7 a) ein kleineres Teilstück (y) ab. Dieses Teilstück y dreht sich in der in Fig. 7 b durch die Krümmung des Pfeiles angedeuteten Art und Weise, bis es normal orientiert ist und sich schließlich mit dem von a abgeschnürten Teilstück x vereinigt (Fig. 7 c). Auch der Sekretgang hat sich geteilt und ein kleiner Teilgang tritt mit dem Sekundärnerven in die Spreite.

Zusammenfassung der Untersuchung der Abgabe der Sekundärnerven. Die Abgabe der Sekundärnerven geht so vor sich, daß die beiden über einander liegenden Rinnenbündel je ein Teilstück auf der betreffenden Flanke abgeben; beide Teilstücke vereinigen sich zu einem normal gelagerten Nervenbündel. Das vom normalen Rinnenbündel stammende Teilstück tritt ohne weiteres nach der betreffenden Seite in die Spreite; des vom anormalen Rinnenbündel stammende Teilstück nimmt vor seiner Vereinigung mit dem vom normalen Rinnenbündel abgegliederten Teilstück durch Drehung die normale Lage eines Nervenbündels der Spreite ein.

Zusammenfassung der 3 genauen Untersuchungen. Betrachtet man die Teilungsvorgänge im Blattgrund und in der Spreitenbasis vom *Liquidambar*, so sieht man, daß die Bündeldurchkreuzungen, wie sie im Blattgrund vorhanden sind, durch die Teilungen und Verlagerungen der Leitbündel in der Spreitenbasis wieder rückgängig gemacht werden. Dies gilt natürlich nur für größere Teile der 3 Blattspurbündel. Wie die genauen Einzelheiten der Verlagerungen der Tracheen der 3 Blattspurbündel in Blattgrund und Spreitenbasis sind, das kann naturgemäß anatomisch nicht festgestellt werden, da es unmöglich ist, z. B. die vom Medianblattspurbündel stammenden Tracheen über die ganze Länge des Blattstiels bis in die Nervenbündel der Spreite hinein zu verfolgen. Im Großen und Ganzen kann man jedoch sagen, daß das Medianblattspurbündel das Bündel des Mittelnerven, die seitlichen Blattspurbündel die Nervenbündel ihren betreffenden Seite zusammensetzen. Die Abgabe der Sekundärnerven von den Primärnerven führt zu einem normalen Bau des Seitenzweiges im Gegensatz zu dem anormalen Bau der Primärnerven.

Physiologische Untersuchung.

Bei Saugversuchen röteten sich die für Eosin geöffneten Bahnen des Blattstiels und die zugehörigen Partien der Spreite nur sehr schwer; die wenigen Ergebnisse, die durch Saugversuche erzielt wurden, bestätigen die anatomische Feststellung, daß Durchkreuzungen größerer Bündelteile der Blattspur in der endgültigen Lagerung in den Nervenbündeln der Spreite nicht vorkommen; ferner, daß das Medianblattspurbündel den Mittellappen der Spreite, die seitlichen Blattspurbündel die Spreitenlappen ihrer betreffenden Seite versorgen. Genauere Einzelheiten ließen sich auch mit Hilfe der physiologischen Untersuchungen nicht feststellen.

5. Typus. Bryonia dioica L.

Kurze Charakteristik des Typus: 3bündelige Blattspur; 2 durch Bündelverbindungen charakterisierte Zonen: der Blattgrund, mit Bündeldurchkreuzungen und geschlossener Ringverbindung, und die Spreitenbasis, ohne Bündeldurchkreuzungen und mit bogenförmiger Bündelverbindung.

Die Familie der Cucurbitaceen ist, was den Leitbündelverlauf als solchen betrifft, und so weit sich dies nach einem flüchtigen Ueberblick beurteilen läßt, sehr einheitlich gebaut; die einzelnen Gattungen und Arten unterscheiden sich aber durch das mehr oder weniger zahlreiche Vorhandensein von Bündelbrücken bei den Teilungen in der Spreitenbasis. Bei *Bryonia dioica* liegen die Bündelbrücken stets zwischen je 2 benachbarten Leitbündeln, ebenso bei *Cyclantera pedata*. Dagegen bei *Thladianta dubia* und besonders bei *Cucurbita Pepo* kommen außer diesen Bündelbrücken noch andere vor, die einen direkten Zusammenhang zwischen den die Flanken der Blattstielbündelrinne bildenden Leitbündeln mit dem medianen Leitbündel herstellen, sodaß also ein Ausgleich nicht nur in transversaler, sondern in radialer Richtung möglich ist.

Lotar hat (1881) den Leitbündelverlauf der Cucurbitaceen beim Uebergang von Achse in Blattstiel und beim Uebergang von Blattstiel in Blattspreite untersucht und gibt von beiden Stellen eine schematische Zeichnung des Leitbündelverlaufs (1881, S. 75 und 77). Die Untersuchungsmethode gibt er nicht an; er erwähnt nur nebenbei eine von Dutaillys (1879) angewandte Methode, wonach dieser seine Untersuchungen an „Skeletten“ der Achse und des Blattstiels ausgeführt hat; erhalten wurden diese Skelettte „par mazeration et dissection“. Die beiden Schemata des Leitbündelverlaufs, welche Lotar gibt, zeigen einen komplizierten Bau, besonders das Schema, das den Leitbündelverlauf in der Spreitenbasis darstellt. Lotar unterscheidet übrigens eigentliche Verzweigungen der Leitbündel und „diaphragmes aquiferes“; letztere würden unsern Bündelbrücken entsprechen. Alle diese „diaphragmes aquiferes“ scheint Lotar anatomisch verfolgt zu haben, sodaß ein ganz kompliziertes und das Wesentliche des Leitbündelverlaufs verdeckendes Bild des Leitbündelverlaufs entstand. Auf physiologische Momente hat Lotar nicht geachtet; aber gerade hier zeigt es sich, die Unentbehrlichkeit der physiologischen Untersuchung, mit deren Hilfe ich leicht feststellen konnte, daß der Leitbündelverlauf der direkten Leitungsbahnen in der Spreitenbasis bei den Cucurbitaceen sehr einfach ist und nur oft durch das zahlreiche Auftreten von Verbindungsbahnen, die als Bündelbrücken ausgebildet sind, verdeckt wird.

Anatomische Untersuchung.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blattspreite von *Bryonia* ist 7lappig; die Spreite ist zwischen den einzelnen Lappen nur sanft eingebuchtet. In jedem Lappen verläuft ein starker Primärnerv. Die beiden äußersten Primärnerven auf jeder Seite sind ziemlich lange vereintläufig und trennen sich oft erst ziemlich spät in der Spreite von einander. Außerdem verlaufen im äußersten linken und rechten Spreitenrande noch je 2 kleine Primärnerven.

Uebergang von Achse zum Blattstiel. Nach Weiß (1883, S. 283) sind „alle Gefäßbündel der Cucurbitaceen Blattspuren; die Blattspurbündel der Achse sind im Querschnitt zu 2 Ringen angeordnet; die peripherischen Bündel sind das Medianblattspurbündel und die Sympodien der größeren Lateralblattspurbündel". Tondera (1903, S. 29) sagt, daß die Bündel des Blattstiels von *Bryonia dioica* „sich an der Basis des Blattstiels zu einem Anastomosenring zusammenschließen, aus dessen unteren Bögen eine 3bündelige Blattspur in das Parenchym des Stengels eintritt". Es tritt also eine 3bündelige Blattspur aus der Achse von *Bryonia* in den Blattstiel ein. Zur Untersuchung der Bündelverbindungen im Blattgrund fertigte ich Mikrotomserienschnitte durch diese Stelle an. Dabei konnte ich, wie auch an Handschnitten, die ich durch diese Stelle anfertigte, feststellen, daß es sich hier keineswegs nur um Verbindungen der 3 Blattspurbündel handelt. Im Blattgrund liegt eine Anhäufung von kleinen, weitlumigen, netzförmig verdickten Tracheiden, die zu einem auf der der Achse zugewandten Seite offenen Bogen angeordnet sind. Innerhalb dieser Tracheiden verlaufen die Tracheen der 3 Blattspurbündel. Da *Bryonia* ein ausgesprochenes Blattgelenk besitzt, so liegt die Wahrscheinlichkeit nahe, daß diese Tracheidengruppe einen Wasserspeicher darstellt, der das Parenchym des Polsters stets mit dem zur Erhöhung des Turgors notwendigen Wasser versorgen kann. Es handelt sich also anscheinend um eine analoge, biologische Einrichtung, wie sie im Polster der Marantaceen vorkommt (Schwendner 1896, S. 535).

Inmitten dieses Gewirres von Tracheiden sieht man Tracheen verlaufen, die die eigentliche Fortsetzung der 3 Blattspurbündel bilden. Wie diese 3 Blattspurbündel in Beziehung stehen zn den Blattstielbündeln, das ließ sich anatomisch innerhalb der Anhäufung von Tracheiden nicht verfolgen. Auch physiologisch konnte ich den Verlauf der direkten Leitungsbahnen von Achse in Blattstiel nicht feststellen, da *Bryonia* nicht transpirierte, wahrscheinlich, weil sich die Tracheen durch den beim Abschneiden massenhaft auftretenden Schleim verstopften (vergl. auch Renner 1911, S. 245). Auch wenn ein Blatt ganz ausnahmsweise einmal transpirierte, so konnte ich doch keine Aufnahme von Farbstoff in die Leitungsbahnen bemerken. Um wenigstens für eine andere Cucurbitacee die Beziehungen der Blattspurbündel zu den Blattstielbündeln festzustellen, benutzte ich *Thladianta dubia* zu Saugverguchen. Man darf wohl annehmen, daß bei *Bryonia* der Leitbündelverlauf beim Uebergang von Achse in Blattstiel derselbe ist, wie bei *Thladianta*. Bei Oeffnung eines Blattspurbündels von *Thladianta* für Eosin zeigte sich durch die Färbung der Blattstielbündel, daß von dem medianen Blattspurbündel direkte Leitungsbahnen in sämtliche Blattstielbündel führen, während von den beiden seitlichen Blattspurbündeln direkte Leitungsbahnen den Rest der Blattstielbündel der betreffenden Seite bilden; das mediane Blattstielbündel enthält direkte Leitungsbahnen aus sämtlichen 3 Blattspurbündeln, der Anteil des Medianblattspurbündels liegt in der Mitte, der Anteil der beiden seitlichen auf der entsrechenden Seite. Die beiden seitlichsten Blattstielbündel (a und g in Fig. 8) stehen in Blattgrund durch eine Bündelbrücke mit einander in Verbindung, sodaß hierdurch die Bündelverbindungen einen rings geschlossenen Ring im Blattgrund bilden.

Im Blattstiel von *Bryonia* sind nunmehr 7 Leitbündel vorhanden, deren Zahl sich jedoch erhöhen kann durch reichlichere Verzweigung der seitlichen Blattstielbündel. Die Bündel sind zu einer Bündelrinne angeordnet; ihre Größe nimmt vom medianen seitlich allmählich ab; die Wasserbahnen der seitlichsten Bündel bestehen oft nur aus einer einzigen Trachee. Die Tracheen sind zu Tracheenplatten angeordnet, deren Zahl nicht über 4 steigt. Die Tracheen sind außerordentlich weit. Das Leitbündel ist bicollateral; auf beiden Seiten des Tracheenteils liegt ein Siebteil. Als mechanische Verstärkung ist nur Collenchym vorhanden.

Die Teilungen in der Spreitenbasis. (Hierzu Taf. II, Fig. 8). Zur Untersuchung der Spreitenbasis wurden Mikrotomserienschnitte durch ein 2,22 mm großes Stück angefertigt, 222 Schnitte zu je μ. Fig. 8 zeigt die Rekonstruktion des Leitbündelverlaufs nach der Schnittserie. Die Blattstielleitbündel, die hier in der Anzahl von 7 vorhanden waren, sind von

links nach rechts mit den Buchstaben a—g bezeichnet. Die Nervenbündel der Spreite sind von links nach rechts mit den Ziffern 1—11 bezeichnet (Bündel 3 u. 4 und 8 u. 9 trennen sich erst später in der Spreite von einander). Linke und rechte Seite sind einander gleich, nur finden die Teilungen nicht auf derselben Höhe statt.

Linke Seite: Bei α (= 440 μ) treten die Blattstielbündel c und d an einander; die Vereinigung dauert 170 μ bis β (= 710 μ). Hier trennen sie sich wieder von einander los; d wiederholt denselben Vorgang auf der rechten Seite, c tritt bei γ (= 900 μ) an das linke benachbarte Bündel b. Diese Vereinigung dauert bis ε (= 1100 μ); hier trennen sie sich wieder von einander und c bildet von nun ab das Bündel des Blattnerven 5; b bildet die vorläufig noch vereintläufigen Bündel der Spreitennerven 3 und 4, die sich erst ziemlich spät in der Spreite von einander trennen. Inzwischen ist bei δ (= 780 μ) das Blattstielbündel a an b getreten und trennt sich auf derselben Höhe wie c bei γ (= 900 μ) wieder los. Es teilt sich noch einmal in die Bündel der beiden kleinen Primärnerven des äußersten linken Spreitenrandes 1 und 2.

Rechte Seite: Nachdem c und d sich bei β (= 710 μ) getrennt haben, treten bei α' (= 950 μ) d und e an einander und trennen sich wieder bei β' (= 1050 μ). d bildet jetzt das Bündel des Mittelnerven der Blattspreite (6). e tritt bei γ' (= 1110 μ) an f, die Vereinigung dauert bis ε' (= 1770 μ); hier trennen sie sich wieder; e bildet jetzt das Bündel des Blattnerven 7, während f die vorläufig noch vereintläufigen Bündel der Blattnerven 8 und 9 bildet. Das kleine äußerste rechte Blattstielbündel g hat sich inzwischen bei ζ (= 1130 μ) geteilt; das rechte Teilstück bildet den kleinen Primärnerven 11 des äußersten rechten Spreitenrandes, das andere linke Teilstück tritt erst bei 1390 μ an die rechte Seite der vereinigten e und f, trennt sich aber bald wieder los (bei 1440 μ) und bildet dann das Bündel des kleinen Primärnerven 10 des äußersten rechten Spreitenrandes.

Die anatomische Untersuchung machte es wahrscheinlich, daß bei den Bündelverbindungen ($\alpha—\beta$, $\gamma—\varepsilon$, $\alpha'—\beta'$, $\gamma'—\varepsilon'$) keine Durchkreuzungen von Tracheensträngen des einen Bündels mit solchen des anderen Bündels vorkommen; für *Thladianta* zeigten die physiologischen Versuche das Fehlen von Durchkreuzungen der direkten Leitungsbahnen mit Sicherheit. Dagegen treten an der Berührungsstelle zweier Bündel Bündelbrücken auf (siehe Kap. IV, Tab. VI). Infolge dieses Vorkommens von Bündelbrücken läßt sich natürlich auch nicht einwandfrei feststellen, ob wirklich Bündelverbindungen im engeren Sinne hier vorkommen, also ob Tracheen des einen Bündels in das andere hinübertreten und dort verbleiben, oder ob die Blattstielleitbündel ohne Tracheenstränge abzugeben oder zu empfangen in die Bündel der Blattnerven übergehen, indem sie nur durch Bündelbrücken mit einander in Verbindung stehen. Es scheint jedoch, daß die Blattstielbündel auf der dem Mittelbündel abgewandten Seite dem ihm benachbarten Bündel, mit dem es zusammentritt, einige Tracheen abgibt, ebenso das Blattstielmittelbündel den beiden ihm benachbarten Bündeln, mit denen es bei α und α' in Beziehung tritt (also ähnlich wie es bei *Geranium pyrenaicum* Typus 6 der Fall ist). Lotar erwähnt Seite 121 für *Bryonia dioica* in der Spreitenbasis ebenfalls die Bündelbrücken zwischen je zwei benachbarten Blattstielbündeln, außerdem aber noch 2 ganz kleine Bündelbrücken, die von der äußersten linken und rechten Flanke der Blattstielbündelrinne zu dem Bündel des medianen Spreitennerven hinüberführen, aber dort bald ihr Ende finden. Für *Bryonia alba* kann ich diese Tatsache bestätigen, bei *Bryonia dioica* habe ich nichts dergleichen gefunden, doch wäre es sehr leicht möglich, daß hin und wieder auch bei *Bryonia dioica* solche radial verlaufende Bündelbrücken vorkommen könnten.

Zusammenfassung der Untersuchung des Leitbündelverlaufs in der Spreitenbasis. Kurz zusammengefaßt ist das Ergebnis der Untersuchung der Spreitenbasis folgendes: Je 2 benachbarte Leitbündel des Blattstiels treten unter starker Ausbildung von Bündelbrücken in Berührung mit einander, trennen sich aber bald wieder von einander und bilden dann die Bündel der Spreitennerven. Dabei gibt das mediane Blattstielbündel an die beiden ihm links und rechts benachbarten Blattstielbündel einige Tracheenstränge ab, ebenso die übrigen Blattstielbündel an das jeweilige Nachbarbündel, auf der linken Seite nach links, auf der rechten nach rechts. Bündeldurchkreuzungen scheinen nicht vorzukommen.

Physiologische Untersuchung.

Wie schon erwähnt, waren mit *Bryonia dioica* keine physiologischen Versuche auszuführen. Für *Thladianta* zeigten Saugversuche das Fehlen von Durchkreuzungen der direkten Leitungsbahnen bei den Teilungen in der Spreitenbasis mit Sicherheit an. Die bei *Thladianta* auftretenden Komplikationen in der Spreitenbasis erwiesen sich bei den Saugversuchen als Bündelbrücken, die auch in radialer Richtung einen Ausgleich der Wasserversorgung bewirken können, sodaß bei dieser Pflanze die Versorgung der Spreite durch die Leitbündel des Blattstiels besser sein muß, als bei *Bryonia dioica*, bei der nur in tangentialer Richtung ein Ausgleich in der Wasserversorgung erfolgen kann.

Zum Schluß sei nochmals betont, daß sich *Bryonia dioica* bei der Untersuchung leider als sehr ungeeignetes Objekt erwies. Es konnte keine sichere anatomisch und überhaupt keine physiologische Untersuchung ausgeführt werden. Doch berechtigt uns die für *Thadianta dubia* ausgeführte physiologische Untersuchung zu dem Schluß, daß im Blattgrund von *Bryonia dioica* sich die von der Achse

in den Blattstiel führenden direkten Leitungsbahnen überkreuzen, die vom Blattstiel in die Blattspreite führenden direkten Leitungsbahnen dagegen nicht.

6. Typus. Geranium pyrenaicum L.

Kurze Charakteristik des Typus: 3bündelige Blattspur, 2 durch Bündelverbindungen charakterisierte Zonen: Der Blattgrund mit Bündeldurchkreuzungen und die Spreitenbasis ohne Bündeldurchkreuzungen. Im Blattgrund bogenförmige, in der Spreitenbasis ringförmige Bündelverbindungen.

Geranium und dem von Gerresheim untersuchten *Erodium* gemeinsam ist das Vorhandensein eines oberen inversen Mittelbündels; näheres ist in der Zusammenfassung Kap. III darüber gesagt. Die von mir mit der Aufhellungsmethode untersuchten Geraniumarten verhalten sich in ihrem Leitbündelverlauf alle gleich. Der einzige Unterschied ist der, daß die beiden seitlichsten Blattstielbündel, die durch Vereinigung das obere inverse Mittelbündel des Blattstiels bilden, mehr oder weniger lange getrennt im Blattstiel verlaufen, was sogar bei den einzelnen Arten selbst verschieden sein kann. Außerdem wird das Querschnittsbild oft durch kleinere Zwischenbündel verändert (s. weiter unten).

Zum Typus *Geranium* sind auch die Malvaceen zu stellen, obgleich diese bei flüchtiger Betrachtung in ihrem Leitbündelverlauf erheblich verschieden von *Geranium* zu sein scheinen. Auf die Aehnlichkeit des Leitbündelverlaufs der Malvaceen und Geraniums ist weiter unten bei der Besprechung von *Napaea* eingegangen. Petit hat die Geraniaceen und Malvaceen ebenfalls zu einander gestellt (1887). Als Charakteristikum gibt er eine Leitbündelgruppierung im Blattstiel an, wie sie weiter unten für *Geranium pyrenaicum* eingehend besprochen ist.

Anatomische Untersuchung.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blattspreite von *Geranium* ist 9lappig: die Spreite ist zwischen den einzelnen Lappen ziemlich tief eingebuchtet. Jeder Lappen wird von einem starken Primärnerven durchzogen. Die Größe der Lappen und damit auch die Stärke der Primärnerven nimmt vom medianen seitlich allmählich ab. Außerdem verlaufen noch im äußersten linken und rechten Spreitenrande meist je 2 kleine Primärnerven, sodaß in diesem Falle 15 Primärnerven in der Spreite vorhanden sind. Jeder der 9 starken Primärnerven entsendet in der linken Spreitenseite nach rechts, in der rechten nach links je einen ziemlich starken Sekundärnerven, der zur Einbuchtung zweier Spreitenlappen verläuft, sich dort gabelt und je einen Zweig rechts und links in die beiden Lappen entsendet. Der Blattrand ist gezähnt, auf den Spitzen der Zähne befinden sich Wasserspalten.

Uebergang von Achse in Blattstiel. Die Achse von *Geranium pyrenaicum* besitzt ein weites von einem einheitlichen Sklerenchymmantel umschlossenes Bündelrohr. 3 dieser das Bündelrohr der Achse zusammensetzende Leitbündel treten nach Petit (1887) in den Blattstiel ein; die beiden seitlichen Blattspurbündel zweigen je ein Bündel ab; diese beiden abgeschnürten Bündel vereinigen sich und bilden das obere inverse Mittelbündel des Blattstiels. Bevor aber dieser Vorgang eintritt, finden im Blattgrund noch Bündelverbindungen statt: Zuerst gibt jedes der beiden seitlichen Blattspurbündel sofort nach dem Austritt aus der Achse je ein feines Bündelchen nach seiner betreffenden Seite in das betreffende Nebenblatt ab; darauf folgt die erwähnte Bündelverbindungszone.

Genaue Untersuchung der Bündelverbindungen im Blattgrund. (Hierzu Taf. II, Fig. 9). Zur Untersuchung dieser Stelle wurde ein 3,54 mm großes Stück des Blattgrunds durch Mikrotomserienschnitte in 354 Schnitte zu je 10 μ zerlegt. Fig. 9 zeigt die Rekonstruktion des Leitbündelverlaufs in dieser Schnittserie. Im unteren Querschnitt sind die 3 Blattspurbündel von links nach rechts mit den Ziffer I—III bezeichnet, die Leitbündel des Blattstiels im oberen Querschnitt mit den Buchstaben a—d, wobei b das untere Mittelbündel des Blattstiels, d das obere inverse Mittelbündel, das in vorliegender Fig. 9 noch aus seinen 2 getrennten Teilstücken besteht, bezeichnet. Linke und rechte Seite sehen morphologisch etwas verschieden von einander aus; die physiologische Untersuchung zeigte jedoch für andere Blätter, daß physiologisch eine solche Verschiedenheit bei diesen nicht besteht und daher auch in vorliegendem Falle diese scheinbare Verschiedenheit der beiden Seiten nur darauf beruht, daß die Teilungen und Vereinigungen auf verschiedener Höhe stattfinden.

Linke Seite: Schon früh zweigt sich bei α vom Blattspurbündel I das kleine Bündelchen I α in das linke Nebenblatt ab. Das mittlere Blattspurbündel II gibt bei β (= 320 μ) ein kleines Teilstück nach links ab, bei γ (= 500 μ), ein zweites etwas größeres Teilstück nach derselben Seite. Beide vereinigen sich bei δ (= 630 μ). Diese Vereinigung dauert bis ε (= 800 μ). An dieser Stelle tritt eine Zweiteilung ein; das kleinere Teilstück tritt nach rechts bei η (= 1000 μ) wieder an das Blattspurbündel II zurück, das größere linke Teilstück wendet sich nach links und vereinigt sich bei ν (= 840 μ) mit dem Blattspurbündel I. Dieses Blattspurbündel I hat inzwischen bei $\varkappa$ (= 460 μ) nach rechts ein kleines Teilstück abgegeben, das sich bei λ (= 600 μ) mit einem kleinen blind endenden Bündel vereinigt und sich mit diesem bei μ (= 820 μ) mit dem bei ε nach links abgezweigten Teilstück vereinigt und gemeinschaftlich mit diesem bei ν (= 840 μ) wieder an das Blattspurbündel I herantritt. Bis o (= 1150 μ) ist dieses Blattspurbündel I einheitlich; dort teilt es sich in ein stärkeres linkes und ein schwächeres rechtes Teilstück; das linke Teilstück bildet Blattstielbündel a, das rechte die linke Hälfte des oberen inversen Mittelbündels des Blattstiels (d).

Rechte Seite: Früh wird bei α' das feine Bündelchen III α vom rechten Blattstielbündel in das rechte Nebenblatt abgezweigt. Das mittlere Blattspurbündel II gibt bei γ (= 500 μ) ein Teilstück nach rechts ab, das sich bei δ'—ε' in 3 Teile spaltet; der kleinere linke Teil vereinigt sich bei η' (= 850 μ) wieder mit Blattspurbündel II, das von jetzt ab das untere Mittelbündel des Blattstiels (b) bildet. Die beiden anderen bei δ'—ε' entstandenen Teilstücke vereinigen sich mit Blattspurbündel III, das sich inzwischen in ein größeres rechtes und ein kleineres linkes Teilstück geteilt hat; und zwar vereinigen sich je zwei dieser 4 Teilstücke bei ν' und ν'' (= 1800 μ), wie es aus Fig. 9 hervorgeht. Das größere rechte bei o von III ab gegebene Teilstück bildet so das Blattstielbündel c, das kleinere linke Teilstück die rechte Hälfte des oberen inversen Mittelbündels d des Blattstiels. Die Vereinigung der beiden Teilstücke dieses oberen Mittelbündels geschieht erst weiter oben im Blattstiel. Betrachtet man den Anteil, den das mediane Blattspurbündel an der Zusammensetzung der Blattstielbündel hat, so sieht man aus Fig. 9 ohne weiteres, daß das Mittelbündel des Blattstiels b nur aus Tracheen des medianen Blattspurbündels besteht, während auf der rechten Seite auch die beiden seitlichen Blattstielbündel einige Tracheenstränge desselben enthalten; die Hauptmasse der Tracheen dieser beiden Bündel stammt aber von dem rechten seitlichen Blattspurbündel. Auf der linken Seite läßt sich nicht ohne weiteres aus der anatomischen Untersuchung ersehen, wie hier die Verhältnisse liegen. Ebenso wenig läßt sich feststellen, welche Lage die Tracheen, die vom medianen Blattspurbündel stammen, schließlich in den Leitbündeln des Blattstiels einnehmen. Erst aus den an anderen Blättern ausgeführten physiologischen Versuchen ließ sich erkennen, in welcher Weise direkte Leitungsbahnen aus den Blattspurbündeln der Achse in die Leitbündel des Blattstiels laufen. Eine genaue Besprechung soll daher erst bei Besprechung der physiologischen Versuche erfolgen. In Fig. 9 sind die direkten Leitungsbahnen, die von dem medianen Blattspurbündel in die Bündel des Blattstiels laufen, dunkel gehalten.

Zusammenfassung der Untersuchung des Leitbündelverlaufs im Blattgrund. Im Blattgrund von *Geranium* entstehen zunächst 5 Leitbündel aus den 3 Leitbündeln der Blattspur. Die Anteilnahme der Blattspurbündel an der Zusammensetzung der Blattstielbündel ist derart, daß das mediane Blattspurbündel an der Zusammensetzung aller Blattstielbündel Anteil hat. Das mittlere Blattstielbündel besteht nur aus Tracheen des medianen Blattspurbündels, die seitlichen Blattstielbündel enthalten je ein paar Tracheenstränge desselben. Den Hauptanteil an der Zusammensetzung der seitlichen Blattstielbündel hat das Blattspurbündel der betreffenden Seite.

Der Blattstiel. Im Blattstiel sind nun zunächst 5 Leitbündel vorhanden, die zu einer sehr gekrümmten Bündelrinne angeordnet sind, wie es der obere Querschnitt von Fig. 9 zeigt. Die beiden seitlichsten Blattstielbündel vereinigen sich früher oder später mit einander, sodaß nunmehr 4 Leitbündel im Blattstiel vorhanden sind, von denen das eine als oberes inverses Mittelbündel dem eigentlichen medianen (unteren) Bündel gegenüber liegt, wie es der untere Querschnitt in Fig. 10 zeigt. Diese 4 Zahl wird oft dadurch gestört, daß Bündelverbindungen im Blattstiel zwischen je 2 Nachbarbündeln der 4 Blattstielbündel auftreten; so spricht Jännicke (1886) z. B. von 6 Leitbündeln im Blattstiel von *Geranium pyrenaicum*. Ich fand bis zu 7 Leitbündel im Blattstiel. Stets aber treten die 4 typischen Leitbündel durch ihre Größe deutlich vor den andern hervor. Bevor die Teilungen in der Spreitenbasis eintreten, vereinigen sich diese kleinen Verbindungsbündel mit einem der benachbarten der 4 typischen Leitbündel, sodaß man auf einer bestimmten Höhe stets das typische Querschnittsbild der 4 Leitbündel erhält. Der Tracheenteil des Leitbündels besteht aus Tracheenzügen von 1 bis mehreren Tracheen. Eine besonders ausgebildete Scheide ist nicht vorhanden. Tracheenteil und Siebteil sind durch Sklerenchym verstärkt, das nach oben zu im Blattstiel allmählich schwindet.

Uebergang von Blattstiel zu Blattspreite. (Hierzu Taf. II, Fig. 10). Zur genauen Untersuchung des Leitbündelverlaufs in der Spreitenbasis wurde ein 3,68 mm großes Stück durch Mikrotomserienschnitte in 368 Schnitte zu je 10 μ zerlegt. Fig. 10 zeigt die Rekonstruktion des Leitbündelverlaufs in dieser Schnittserie. Die Bezeichnung der Blattstielleitbündel ist dieselbe wie im oberen Querschnitt von Fig. 9. Die Nervenbündel der Spreite sind von links nach rechts mit den Ziffern 1—13 bezeichnet. 3 und 4 und 10 und 11 sind auf der Höhe des oberen Querschnitts noch vereintläufig; sie trennen sich

erst später in der Spreite von einander. Linke und rechte Seite sind einander gleich, nur treten die Teilungen und Vereinigungen bei beiden Seiten nicht auf gleicher Höhe ein.

Das mediane untere Blattstielbündel b zweigt bei α (= 2000 μ) ein Teilstück nach links ab (b'), bald darauf bei β (= 2180 μ) ein zweites gleich großes Teilstück nach rechts (b''). Beide Teilstücke sind bedeutend kleiner als das verbleibende Mittelstück b, das nun, ohne weiter mit irgend einem anderen Leitbündel in Beziehung zu treten, in die Blattspreite eintritt und hier das Bündel des Mittelnerven der Spreite (7) bildet.

Linke Seite: Das vom unteren Blattstielmittelbündel b bei α nach links abgegebene Teilstück b' vereinigt sich bei γ (= 2160 μ) mit dem Blattstielbündel a. In demselben Augenblicke vereinigt sich mit der anderen Seite dieses Bündels a das Teilstück d', das bei δ (= 1850 μ) von dem oberen inversen Mittelbündel d nach links abgezweigt wurde. Die Vereinigung von a mit den beiden Teilstücken b (rechts) und d (links) dauert von γ (= 2160 μ) bis ε (= 2380 μ) also eine Strecke von 220 μ. Bei ε wird rechts das Bündel des Blattnerven 6 abgespalten, welches das Teilstück b und einen Teil der Tracheen von a enthält. Der verbleibende Rest, bestehend aus dem Rest der Tracheen von a und aus d', spaltet sich noch zweimal in die Bündel der 3 Spreitennerven 5, 4 und 3. Im Bündel des Spreitennerven 5 sind nur mehr einige Tracheen des Blattstielbündels a enthalten, alle übrigen Tracheen der Blattnervenbündel 5, 4 und 3 stammen vom Teilstück d'.

Rechte Seite: Das vom unteren Blattstielmittelbündel bei β (= 2180 μ) nach rechts abgegebene Teilstück b'' vereinigt sich bei γ' (= 2250 μ) mit der linken Seite des Blattstielbündels c, während sich gleichzeitig mit der rechten Seite von c d'' vereinigt, das bei δ (= 1850 μ) vom Blattstielbündel d als rechtes Teilstück abgezweigt wird. Die Vereinigung von b'', c und d'' dauert von γ' (= 2250 μ) bis ε' (= 2310 μ), also nur 60 μ. Hier bei ε' wird nach links das Bündel des Blattnerven 8 abgespalten, das aus den Tracheen von b'' und einem Teil der Tracheen von c besteht. Der Rest, bestehend aus dem Rest der Tracheen von c und aus d'', spaltet sich noch zweimal in die Bündel der Blattnerven 9, 10 und 11. Bündel 9 enthält den Rest der Tracheen von c, alle übrigen Tracheen dieser 3 Nervenbündel stammen von d''.

Das obere inverse Mittelbündel d hat bei δ (= 1850 μ) je ein linkes und rechtes Teilstück abgezweigt (d' und d''). Das verbleibende Mittelstück ist nur mehr sehr klein. Es spaltet sich bei η (= 2000 μ) in 2 Teilstücke (d_1 und d_2), von denen das linke Teilstück d_1 nach nochmaliger Teilung die Bündel der kleinen Spreitennerven des äußersten linken Spreitenrandes (1 und 2) bildet, während das rechte Teilstück d_2 nach nochmaliger Teilung die Bündel der beiden kleinen Nerven des äußersten rechten Spreitenrandes (12 und 13) bildet.

Wie die anatomische Untersuchung erkennen läßt, finden in der Spreitenbasis keinerlei Durchkreuzungen von Tracheensträngen der Blattstielleitbündel statt. Strang- bezw. Bündelbrücken treten sehr zahlreich auf (vergl. hierüber Kap. IV).

Zusammenfassung der Untersuchung des Leitbündelverlaufs in Spreitenbasis und Blattgrund. In der Spreitenbasis spaltet sich das obere inverse Mittelbündel wieder in seine beiden Hälften, durch deren Vereinigung es gebildet wurde. Bei der Umgestaltung der Bündel der Spreitennerven aus den Leitbündeln des Blattstiels treten keine Durchkreuzungen auf. Bündelverbindungen sind vorhanden als Bündelbrücken und als Bündelverbindungen im engeren Sinne, indem jedes Blattstielbündel vom medianen aus auf der linken Seite dem ihm links benachbarten, auf der rechten Seite dem ihm rechts benachbarten Leitbündel wenige Tracheenstränge abgibt. Betrachtet man die beiden durch Bündelverbindungen charakterisierten Zonen, Blattgrund und Spreitenbasis, zusammen, so sieht man, daß sich Tracheenstränge der 3 Blattspurbündel im Blattgrund überkreuzen. Diese Durchkreuzungen werden nicht wie bei *Liquidambar* in der Spreitenbasis wieder rückgängig gemacht.

Physiologische Untersuchung.

Blattstiel und Blattspreite. Saugversuche. In Eosinlösung gestellte Blätter zeigen sehr bald eine Rötung der Spreitennerven. Bei Saugversuchen breitet sich das Eosin vom Gebiet des für Eosinlösung geöffneten Blattstielbündels bei günstigen Transpirationsbedingungen sehr schnell in der Spreite seitlich aus. Die physiologischen Versuche bestätigten die Resultate der anatomischen Untersuchung: Durchkreuzungen der Blattstielbündel bei den Teilungen in der Spreitenbasis kommen nicht vor. Der Mittellappen der Spreite wird ganz von dem unteren medianen Leitbündel des Blattstiels versorgt, außerdem versorgt dieses untere Mittelbündel b noch einen kleinen Teil der beiden seitlich benachbarten Spreitenlappen (6 und 8), und zwar den, welcher von dem ersten Sekundärnerven rechts auf der linken, links auf der rechten Seite versorgt wird. Es ist dies der Sekundärnerv, der wie schon bei Beschreibung der äußeren Morphologie des Blattes angegeben wurde, zur Einbuchtung der beiden benachbarten Spreitenlappen läuft, sich dort gabelt und je einen Zweig in jeden der beiden Spreitenlappen sendet. Genau in derselben Weise greift das von Blattstielbündel a versorgte Gebiet der linken Spreitenseite bis zu dem vom Nervenbündel 5 versorgten Spreitenlappen hinüber; und auf der rechten Spreitenseite greift das von Blattstielbündel c versorgte Gebiet auf den vom Nervenbündel

9 versorgten Spreitenlappen über. Bei der anatomischen Untersuchung des Leitbündelverlaufs in der Spreitenbasis wurde auch festgestellt, daß in Nervenbündel 6 und 8 einige vom unteren Blattstielmittelbündel b herrührende Tracheenstränge enthalten sind, ebenso in Nervenbündel 5 einige von Blattstielbündel a stammende und in Nervenbündel 9 einige von Blattstielbündel c stammende Tracheen. Die Resultate der anatomischen und physiologischen Untersuchung stimmen also vollkommen mit einander überein.

Wenn ich bei Saugversuchen eines der beiden Teilstücke, aus denen sich das obere inverse Mittelbündel des Blattstiels zusammensetzt, für Eosin öffnete, was leicht dadurch erzielt werden konnte, daß eine ganze Achse in die Versuchsröhre eingesetzt und der Schnitt unmittelbar oberhalb des Blattgrunds geführt wurde, wo die beiden Teilstücke noch nicht vereinigt waren, so konnte ich beobachten, daß direkte Leitungsbahnen von der einen Seite des Blattstiels in den äußersten Rand der entgegengesetzten Spreitenseite hinüberführten. In dem beobachteten Falle versorgten einige Tracheen der linken Blattstielseite ein kleines Stückchen der rechten Spreitenseite mit (ähnliches ist bei *Alchemilla* und *Heuchera* geschildert). Große Bedeutung für die allgemeine Versorgung der Blattspreite kann aber diesem Vorgang nie zukommen, da die beteiligten Leitbündelteile nur sehr geringe Stärke besitzen.

Druckversuche. Bei einem Druckgefälle können die Bündelverbindungen in der Spreitenbasis einen sofortigen, genügenden Wasserausgleich herbeiführen, auch wenn man die Wirksamkeit der Verbindungsbahnen in der Spreite ausschaltet. Folgender Versuch zeigt dies deutlich: Die Blattstiele zweier abgeschnittener Blätter wurden unten mit Kakaobutter abgeschlossen und bei beiden das rechte seitliche Blattstielbündel (c) geöffnet. Dann wurden sie zusammen in den Druckapparat eingesetzt; die Spreite des einen blieb ganz, sodaß ein Ausgleich der Wasserversorgung durch die Bündelverbindungen in der Spreitenbasis und durch die der Blattspreite stattfinden konnte, die Blattspreite des zweiten Blattes wurde zwischen sämtlichen Primärnerven diesen parallel durchschnitten, sodaß ein Wasserausgleich nur durch die Bündelverbindungen in der Spreitenbasis stattfinden konnte. Dann wurde (Temperatur = $18^1/_2{}^0$ C, Feuchtigkeit = 62 %) Eosinlösung mit 30 cm Quecksilberdruck eingepreßt, der nach 10 Minuten auf 40 cm erhöht wurde. Während des ganzen Verlaufs des Versuches färbten sich die Spreitennerven der beiden Blätter gleich schnell und gleich intensiv. Man sieht also, daß einerseits ein genügend schneller intensiver Wasserausgleich durch die Bündelverbindungen der Blattspreite und der Spreitenbasis möglich ist, und daß andererseits ein Ausgleich durch die Bündelverbindungen in der Spreite selbst keine große Bedeutung hat gegenüber der Wirksamkeit der Bündelverbindungen in der Spreitenbasis, da bei Ausschaltung der Verbindungsbahnen in der Spreite (Blatt 2) ein Ausgleich nur durch die Bündelverbindungen in der Spreitenbasis genau so schnell erfolgt, als dann, wenn auch die ersteren wirksam sein können (Blatt 1).

Blattspurbündel und Blattstielbündel. Wie bei der anatomischen Untersuchung des Uebergangs von Achse zum Blattstiel erwähnt wurde, ließ sich nicht genau feststellen, welche Lage die einzelnen von den 3 Blattspurbündeln sich herleitenden Tracheenstränge in den Leitbündeln des Blattstiels endgültig einnehmen. Mit Hilfe der physiologischen Versuche konnte diese Frage völlig geklärt werden. Zu den Versuchen, bei denen ein ganzer Sproß eingesetzt werden mußte, da es sich darum handelte, eines der 3 Blattspurbündel zu öffnen, ließen sich am besten die ersten Frühjahrssprosse verwenden. An einem solchen Frühjahrssproß sitzen endständig 2 gegenständige voll entwickelte Blätter, zwischen ihnen 2 noch ganz wenig entwickelte Blütensprosse. Die Blattspur dieser beiden Blätter besteht also aus 6 Leitbündeln; 2 dieser 6 Leitbündel der Achse sind sich unmittelbar benachbart, zwischen je 2 der übrigen liegt je 1 etwas weiter ins Innere der Achse gerückte Leitbündel, im ganzen also noch 5 Leitbündel, die zu den beiden Blütensprossen gehören. Es war nun sehr leicht, ein gewünschtes Blattspurbündel in der Achse zu öffnen und die Färbung der Blattstielbündel und Spreitennerven zu verfolgen.

Saugversuche. Wie aus der anatomischen Untersuchung hervorging, kommen im Blattgrund Bündeldurchkreuzungen vor. War bei Saugversuchen eines der 3 Blattspurbündel für Eosinlösung geöffnet, so zeigten sich durch die Färbung der Spreitennerven aber keine solche Durchkreuzungen, wie man sie erwarten müßte. War das Medianblattspurbündel für Eosin geöffnet, so färbten sich etwa

die Partien der Spreite, die sich bei Oeffnung des unteren Mittelbündels des Blattstiels (b, Fig. 10) färben würden; ein Querschnitt durch den oberen Teil dse Blattstiels zeigte auch in der Tat nur das untere Mittelbündel gefärbt. Aber unmittelbar über dem Blattgrund trat in der Färbung der Blattstielbündel der Anteil des medianen Blattspurbündels an der Zusammensetzung der Blattstielbündel deutlich in der Weise hervor, wie es in dem oberen Querschnitt von Fig. 9 angedeutet ist (der vom Medianblattspurbündel stammende Anteil an der Zusammensetzung der Leitbündel des Blattstiels ist dunkel gehalten): Gerötet war das untere Mittelbündel ganz, ein kleines, diesem zugekehrtes Stück der benachbarten Leitbündel a und c und je ein kleines Stück der beiden znr Bildung des oberen inversen Mittelbündels führenden Hälften; und zwar die Seite, die sie einander zukehren, sodaß sich bei ihrer Vereinigung zum Bündel d die Mitte desselben gerötet zeigte. Je weiter entfernt vom Blattgrund nach oben der Querschnitt durch den Blattstiel geführt wurde, desto undeutlicher wurde die Rötung der betreffenden Teile der Blattstielbündel a, c und d, bis sie schließlich ganz unsichtbar wurde. Der Grund für dieses Verschwinden der Rötung mag zum Teil in dem Vorhandensein von zahlreichen diffusen Verbindungen zu suchen sein: die einzelnen Tracheen erleiden innerhalb des Bündels andauernd Verlagerungen, sodaß schließlich die wenigen Tracheen, die unten im Blattstiel die Eosinfärbung zeigen, so innerhalb des Leitbündels einzeln verteilt sind, daß die Farbe nicht mehr sichtbar ist. Zum Teil mag das Verschwinden der Farbe auch daran liegen, daß offene direkte Bahnen an dieser Stelle fehlen und dann die wenigen durch Eosin gefärbten Tracheen infolge der reichlichen Wasserversorgung durch die übrigen Tracheen der Leitbündel vermittelt der seitlichsten Verbindungsbahnen kaum in Anspruch genommen werden. Ueber diesen zuletzt angeführten Grund vergleiche man Kap. VI.

Druckversuche. Der Anteil, den das mediane Blattspurbündel an der Zusammensetzung der Blattspurbündel hat, ist bedeutend größer, als der Anteil eines der seitlichen Blattspurbündel an deren Zusammensetzung. Ein Versuch zeigt deutlich, daß demgemäß auch die Versorgung der Blattspreite durch das mediane Blattspurbündel viel intensiver sein kann, als durch eines der beiden seitlichen Blattspurbündel. Ein Frühjahrssproß von dem oben beschriebenen Bau wurde unten mit Kakaobutter abgeschlossen und vom rechten der beiden terminalen Blätter wurde das mediane, vom linken das rechte seitliche Blattspurbündel geöffnet, dann mit einem Druck von 50 cm Quecksilbersäule Eosinlösung eingepreßt. Nach einer Stunde waren die Spreitennerven des rechten Blattes (medianes Blattspurbündel geöffnet!) völlig und gleichmäßig gefärbt; beim linken Blatt dagegen (rechtes, seitliches Blattspurbündel geöffnet!) war die Rötung der Spreite kaum über die betreffende, also rechte Spreitenseite, weitergedrungen. Auch bei einer Erhöhung des Drucks auf 80 cm Quecksilbersäule änderte sich dieses Bild der Eosinfärbung in der Spreite nicht. Man sieht also sehr deutlich eine bedeutend größere Leistungsfähigkeit des medianen Blattspurbündels gegenüber einem der beiden seitlichen.

6a. Untertypus. Napaea dioica.

Kurze Charakteristik des Typus: 3bündelige Blattspur. 2 durch Bündelverbindungen charakterisierte Zonen: der Blattgrund mit Bündeldurchkreuzungen und ringförmiger Büudelverbindung, und die Spreitenbasis mit ringförmiger Bündelverbindung und radialer Bündelverbindung innerhalb dieser Ringverbindung.

Der Leitbündelverlauf der Malvaceen und die Art der Leitbündelverbindungen zwischen den Leitbündeln des Blattstiels ist bei allen von mir untersuchten Malvaceen gleich. Gemeinsam ist allen das Vorhandensein von 4 starken Leitbündeln im Blattstiel, deren Querschnittsanordnung genau dieselbe ist, wie bei *Geranium pyrenaicum*. Auch hier sind oft kleine Zwischenbündel zwischen den 4 typischen Leitbündeln eingeschaltet, die wie bei *Geranium* Bündelverbindungen zwischen je 2 Nachbarbündeln des Blattstiels sind. Bei *Lavatera trimestris* habe ich bis zu 7 Leitbündel, bei *Napaea* bis zu 9 im Querschnitt des Blattstiels gefunden. Durch ihre Größe treten aber die 4 typischen Leitbündel stets hervor. Untersucht habe ich noch mit der Aufhellungsmethode *Lavatera trimestris, Kitaibelia vitifolia, Malope trifida, Malva neglecta, Abutilon Avicennae.*

Anatomische Untersuchung.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blattspreite von *Napaea* ist 5 lappig; jeder Lappen ist von einem starken Primärnerven durchzogen. Im äußersten linken und rechten Spreitenrande verlaufen außerdem noch je 2 kleine Primärnerven.

Bau des Blattstiels. Was den Anschluß der Leitbündel des Blattstiels an das Leitungssystem der Achse und die Bündelverbindungen im Blattgrund betrifft, so genügt es, hier auf *Geranium* zu verweisen. In dem Blattgrund tritt eine 3 bündelige Blattspur ein, aus der sich genau wie bei *Geranium* die 4 typischen Leitbündel des Blattstiels herleiten. Neben diesen 4 typischen durch ihre Größe hervorragenden Leitbündeln fand ich bei *Napaea* noch bis zu 5 kleinere Zwischenbündel. Oben im Blattstiel schließen sich die Leitbündel zu einem rings geschlossenen Bündelrohr zusammen. Die Tracheen der Leitbündel sind zu hohen Tracheenplatten angeordnet.

Die Teilungen in der Spreitenbasis. Zur Untersuchung des Ueberganges von Blattstiel zu Blattspreite wurde ein 4,63 mm großes Stück in 463 Mikrotomserienschnitte zu je 10 μ zerlegt. Auf der Höhe des ersten Querschnittes waren die Leitbündel des Blattstiels zu einem rings geschlossenen Bündelrohr vereinigt. Dieses Bündelrohr ist an 4 Stellen etwas schwächer ausgebildet, sodaß ganz deutlich die typische 4 Zahl in der Leitbündelgruppierung hervortritt; auch die Orientierung der 4 Gruppen zu einander ist normal, wie bei *Geranium* angegeben. Die Tracheenplatten sind noch ziemlich isoliert. Bei etwa 1200 μ tritt in der Mitte des Bündelrohrs eine blind endigende Trachee auf, der bald mehrere folgen. Schon etwas früher treten zwischen den Tracheenplatten des Bündelrohrs zahlreiche Verbindungen auf, auch legen sich die Tracheenplatten oft unmittelbar neben einander, sodaß man oft einen Knäuel von etwa 10 zusammenhängenden Tracheenplatten sieht. In diesem Augenblicke wird die 4 Teilung des Bündelrohrs schärfer ausgeprägt. Die 4 Teile rücken auseinander und der Teil, der seiner Orientierung nach dem oberen inversen Mittelbündel bei *Geranium* entspricht, spaltet sich in 2 Hälften, sodaß nunmehr 5 Tracheengruppen im Querschnitt vorhanden sind, die zu einem Bündelrohr angeordnet sind. Nun treten von jeder Flanke dieser 5 Tracheengruppen eine Anzahl Tracheen in das Innere des Bündelrohrs und ordnen sich dort mit den zuerst aufgetretenen blind endigenden Tracheen zu einem zweiten Bündelrohr innerhalb des ersteren an, während sich in der Mitte dieses zweiten Bündelrohrs eine kleine Gruppe von etwa 20 Tracheen befindet. Im äußeren Bündelrohr schwindet mit der Ausbildung des inneren Bündelrohrs die erwähnte 5 Teilung, es tritt wieder ein geschlossenes Bündelrohr auf. Wir haben also eine 3 fache Gruppierung der Tracheen auf dieser Höhe: (von innen nach außen) zentral gelagert eine kleine Gruppe von Tracheen; nach außen folgt ein rings geschlossenes nicht sehr starkes Bündelrohr, weiter nach außen wiederum ein rings geschlossenes, starkes Bündelrohr. Beim Einwärtsrücken der Tracheen, die zur Bildung des zweiten inneren Bündelrohrs führen, kann man bemerken, daß sich die Tracheen nicht sofort zu diesem Bündelrohr zusammenschließen, sondern sie treten vorerst in allen möglichen Richtungen, transversal und radial, mit einander in Berührung und ordnen sich dann erst zu diesem Bündelrohr an. Die geschilderte 3 fache Gruppierung dauert 120 μ. Dann tritt der umgekehrte Vorgang ein: Das äußere Bündelrohr löst sich wieder auf, erst in 2 große Gruppen von Tracheen, eine größere untere, die sich später in 3 Teilstücke spaltet, und eine kleinere obere, die später eine 2. Teilung erfährt, sodaß sich wiederum 5 Gruppen von Tracheen herausheben. Diese 5 Gruppen von Tracheen bilden bereits die Bündel der 5 großen Primärnerven der Spreite. Auch das innere Bündelrohr löst sich auf; seine Tracheen und die der kleinen zentralen Gruppe treten wiederum nach allen Richtungen in Berührung mit einander und verteilen sich dann auf die 5 großen Tracheengruppen, mit denen sie in die Nerven der Spreite eintreten. Bevor die völlige Auflösung des äußeren Bündelrohrs erfolgt, sieht man die Tracheen an den Stellen, an denen später die Trennung der 5 Gruppen erfolgt, in besonders kräftiger Verbindung mit einander stehen. Aus der anatomischen Untersuchung läßt sich nicht erkennen, ob Durchkreuzungen der Blattstielbündel bei den Teilungen in der Spreitenbasis vorkommen.

Zusammenfassung der Untersuchung des Leitbündelverlaufs in der Spreitenbasis. Die Leitbündel des Blattstiels von *Napaea* haben sich oben im Blattstiel zu einem geschlossenen Bündelrohr vereinigt. Bei den Teilungen in der Spreitenbasis kommt die typische 4 Zahl der Leitbündel, wie sie für Malvaceen und Geraniaceen als charakteristisch angegeben wurde, sehr deutlich zum Vorschein; das obere inverse Mittelbündel spaltet sich in 2 Hälften, sodaß nunmehr 5 Gruppen von Tracheen vorhanden sind, die als Bündel der 5 starken Primärnerven der Spreite in diese eintreten. Bei den Teilungen kommt es zur reichlichen Ausbildung von Bündelverbindungen, die innerhalb des Bündelrohrs nicht nur in transversaler, sondern auch in radialer Richtung einen Zusammenhang herstellen. Die innerhalb des Bündelrohrs kurz vor Beginn der Spreite auftretende zentrale Tracheengruppe (siehe die genaue Beschreibung des Leitbündelverlaufs in der Spreitenbasis) müssen wir als Bündelbrücke betrachten. Col hat (1904, S. 108) ähnliche Bildungen bei den Malvaceen als „markständige Gefäßbündel“ beschrieben. Er gibt z. B. für *Hibiscus* an, daß das markständige Gefäßbündel erst kurz vor der Spreite auftrete und nur eine beschränkte Länge erreiche (2—3 mm bei *Althaea officinalis*). Aus der für *Napaea* gegebenen Schilderung ersieht man, daß es sich

hierbei nicht um ein wirkliches, dem durchgehenden Wassertransport dienendes Leitbündel handelt, sondern um ein verbindendes Zwischenglied zwischen den eigentlichen Leitbündeln des Blattstiels, eine Bündelbrücke, wie sie gerade bei den Malvaceen sehr vollkommen ausgebildet sind.

Physiologische Untersuchung.

Saugversuche. Zu Saugversuchen benutzte ich *Kitaibelia vitifolia*, da *Napaea* aus irgend welchen unbekannten Gründen keine Aufnahme von Eosin in seine Leitungsbahnen zeigte. Die Versuche mit *Kitaibelia* zeigten, daß bei Oeffnung irgend eines Blattstielbündels für Eosin keine Durchkreuzungen in der Spreitenbasis vorkommen. Alle dort auftretenden Komplikationen müssen wir also als Bündelbrücken betrachten, die einen sehr vollkommenen Zusammenhang aller Tracheen der Leitungsbahnen des Blattstiels herstellen.

Druckversuche. Die Druckversuche zeigten deutlich die intensive Wirksamkeit der Bündelbrücken in der Spreitenbasis: Ich preßte Eosin in das rechte seitliche Blattstielbündel von *Kitaibelia* ein und verhinderte die Transpiration dadurch, daß ich die Blattspreite vorher in Wasser steckte und fortwährend naß hielt. Schon nach 5 Minuten hatten sich bei einem Druck von nur 20 cm Quecksilbersäule alle Spreitennerven gerötet; ich konnte deutlich beobachten, wie die Eosinfärbung von den Bündelbrücken in der Spreitenbasis aus abwärts in den Blattstielbündeln und aufwärts in den Bündeln der Spreitennerven allmählich an Intensität etwas abnahm. Betrachtet man im Gegensatz zu diesem Versuch den bei *Saxifraga* erwähnten Druckversuch mit *Heuchera*, so leuchtet ohne weiteres ein, daß die Ausgleichsmöglichkeit bei *Kitaibelia*, und somit den Malvaceen überhaupt, viel vollkommener ist als bei *Heuchera*, bei der ein Ausgleich von der einen Flanke der Bündelrinne nur langsam durch die lockere Verteilung von diffusen Verbindungen innerhalb der ganzen Länge dieser Bündelrinne vor sich gehen kann. Bei *Kitaibelia* kann dieser Ausgleich innerhalb eines ganz eng umgrenzten Bezirkes in der Spreitenbasis und dort unmittelbar nach allen Richtungen, radial und transversal, vor sich gehen.

7. Typus. Trifolium elegans Savi.

Kurze Charakteristik des Typus: 3bündelige Blattspur. Im Blattgrund nur eine ganz schwache bogenförmige Bündelverbindung, in der Spreitenbasis allseitig kräftig geschlossene ringförmige Bündelverbindung mit Durchkreuzungen.

Die von mir noch untersuchten Trifolium-Arten *(Tr. pratense, pannonicum)* verhalten sich in ihrem Leitbündelverlauf im Blatt genau wie *Trifolium elegans*.

Anatomische Untersuchung.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blattspreite von *Trifolium elegans* ist 3schnittig jedes der 3 gleich großen Teilblättchen ist von einem starken Primärnerven durchzogen, von dem aus eine große Anzahl Sekundärnerven nach beiden Seiten in die Spreite abzweigt. Diese Sekundärnerven laufen einander parallel nach dem Blattrande, in dessen Nähe sie sich meist in 2 Zweige spalten. Sie sind nur durch die äußerst feinen Nerven des Maschennetzes der Spreite mit einander verbunden. Der Blattgrund ist als Blattscheide ausgebildet.

Der Blattstiel. Acqua gibt (1884, S. 52, Taf. VI, Fig. 11) eine Abbildung des Leitbündelverlaufs im Blattgrund von *Trifolium pratense*. Man ersieht daraus, daß eine 3bündelige Blattspur in den Blattgrund eintritt; die beiden seitlichen Blattspurbündel geben mehrere Teilstücke nach ihrer betreffenden Seite als Leitbündel der Nervatur der Blattscheide und der beiden Nebenblätter ab. Unmittelbar oberhalb der Blattscheide sieht man im Blattstiel eine Bündelverbindungszone, von der an 5 Leitbündel im Blattstiel vorhanden sind, zwischen dem medianen und je einem der beiden seitlichen Blattstielbündel noch je ein kleines Zwischenbündel. Petit hat (1887) ebenfalls diesen Vorgang für *Trifolium augustifolium* und *subterraneum* beschrieben und gibt noch genauer an, daß die beiden kleinen Zwischenbündel entstehen aus Vereinigung je zweier Teilstücke, die vom medianen und je einem der

beiden seitlichen Blattstielbündel abgezweigt werden und sich zwischen diesen beiden Bündeln zu dem kleinen Zwischenbündel vereinigen. Da diese Bündelverbindungsstelle etwas komplizierter erschien, als es nach den Angaben Petits scheint, untersuchte ich sie an Mikrotomserienschnitten, konnte jedoch die Angabe Petit's bestätigen. Im Blattstiel sind nunmehr 5 zu einer Bündelrinne angeordnete Leitbündel vorhanden, deren Anordnung der untere Querschnitt in Fig. 11 zeigt. Der Tracheenteil des Leitbündels besteht aus Tracheenplatten, die durch Sklerenchym getrennt sind. Dem Siebteil liegt eine sehr starke Sklerenchymrinne auf. Nach oben zu im Stiel schwindet das Sklerenchym allmählich und wird durch mehr oder weniger stark collenchymatisch verdicktes Parenchym ersetzt.

Uebergang von Blattstiel in die 3 Teilblättchen. (Hierzu Taf. III, Fig. 11). Zur Untersuchung dieser Stelle wurde ein 4,51 mm großes Stück durch Mikrotomserienschnitte in 451 Schnitte zu je 10 μ zerlegt. Die Rekonstruktion des Leitbündelverlaufs in dieser Schnittserie zeigt Fig. 11, die nach den letzten 152 Schnitten entworfen ist. Die 3 großen Blattstielbündel sind von links nach rechts mit den Buchstaben a, b, und c bezeichnet, die beiden kleinen Zwischenbündel mit den Buchstaben d und e. Die 3 Teilblättchen und ihre Primärnerven sind von links nach rechts mit den Ziffern I, II und III bezeichnet.

Linke Seite: Bei α (= 680 μ) spaltet sich das mediane Blattstielbündel b in 3 Teilstücke b', b und b'', von denen das mittlere b etwas größer ist als die beiden seitlichen. Das linke Teilstück b' wendet sich nach links und vereinigt sich bei δ (= 750 μ) mit dem größeren seitlichen Blattstielbündel a. Dieses Bündel a hat sich inzwischen bei β (= 680 μ) in ein linkes Teilstück a', das sich bei δ mit b' vereinigt, und ein rechtes Teilstück a'' geteilt. Das rechte Teilstück a'' vereinigt sich bei ε (= 710 μ) mit einem Teile des kleinen linken Zwischenbündels d und vereinigt sich weiter bei γ (= 750 μ) mit dem mittleren Teilstück b des medianen Blattstielbündels b. An dieser Stelle vereinigt sich gleichzeitig auch ein zweites Teilstück des kleinen linken Blattstielbündels d mit b, wie Fig. 11 zeigt.

Rechte Seite: Bei α (= 680 μ) spaltet das mediane Blattstielbündel b das rechte Teilstück b'' ab, das sich bei δ' (= 750 μ) in die beiden Teilstücke c' und c'' gespalten; das rechte Teilstück c'' vereinigt sich bei δ' mit b'', das linke vereinigt sich bei ε' (= 710 μ) mit einem Teile des kleinen rechten Blattstielbündels e und vereinigt sich weiter bei γ (= 750 μ) mit dem mittleren Teilstück b des medianen Blattstielbündels b. An derselben Stelle tritt auch das zweite Teilstück des kleinen Bündels e der rechten Seite zu b + c'.

Das Primärnervenbündel I besteht nun aus einem Teile des Blattstielbündels a und einem Teile des Blattstielbündels b (a' + b'). Das Primärnervenbündel des mittleren Teilblättchens II besteht aus dem Mittelstück des medianen Blattstielbündels b, dem rechten Teilstück von a (a'') und dem kleinen linken Blattstielbündel d auf der linken, dem linken Teilstück von c (c') und dem kleinen Blattstielbündel e auf der rechten Seite, enthält also Teile aller 5 Blattstielbündel. Das Primärnervenbündel des rechten Teilblättchens III enthält einen Teil von d und einen größeren Teil von c (b'' + c''). Die eben beschriebenen Vorgänge finden auf einem sehr eng umgrenzten Raume statt, sodaß alle Teilungen und Vereinigungen auf derselben Höhe stattfinden, und so beide Seiten ein genaues Spiegelbild von einander zeigen.

Zusammenfassung der genauen Untersuchung. Fassen wir die Ergebnisse der Untersuchung kurz zusammen: Das mediane Blattstielbündel spaltet sich in 3 Teilstücke, jedes der beiden größeren seitlichen Blattstielbündel in 2 Teilstücke. Das Nervenbündel der beiden seitlichen Teilblättchen (I und III in Fig. 11) besteht aus dem einen Teilstück des betreffenden seitlichen Blattstielbündels (a auf der linken, c auf der rechten Seite) und dem vom Blattstielbündel b nach der betreffenden Seite abgegebenen Teilstück. Das Primärnervenbündel des mittleren Teilblättchens II besteht aus dem mittleren Teilstück des Blattstielmittelbündels b, dem zweiten von den beiden seitlichen Blattstielbündeln a und c nach dem Mittelbündel zu abgegebenen Teilstück und den beiden kleinen Zwischenbündeln des Blattstiels (d und e).

Physiologische Untersuchung.

Zu physiologischen Versuchen benutzte ich *Trifolium pannonicum*, weil *Trifolium elegans* einen äußerst dünnen Blattstiel besitzt, der ein sicheres Anschneiden eines gewünschten Blattstielbündels nicht gestattete. Der Leitbündelverlauf ist bei *Tr. pannonicum* genau derselbe wie bei *Tr. elegans*.

Saugversuche. Die Durchkreuzungen von Tracheensträngen der Blattstielbündel, wie sie durch die anatomische Untersuchung festgestellt wurden, zeigen sich bei der Versorgung der 3 Teilblättchen bei Saugversuchen durch eine Felderteilung in diesen 3 Teilblättchen. Fig. 12, Taf. III zeigt diese Versorgung der 3 Teilblättchen durch die Leitbündel des Blattstiels. Die Blattstielbündel a — e, deren Bezeichnung dieselbe ist wie im unteren Querschnitt in Fig. 11 sind nebst den Partien der Teilblättchen, die sie versorgen, durch gleichartige Schraffierung kenntlich gemacht. Bei Oeffnung des Blattstielmittelbündels b für Eosin rötete sich die obere Hälfte des mittleren Teilblättchens II und in den beiden

seitlichen Teilblättchen I und III das den mittleren Teilblättchen benachbarte obere Viertel desselben (rechtes oberes Viertel im linken, linkes oberes Viertel im rechten Teilblättchen). Alle übrigen Partien der 3 Teilblättchen werden von dem seitlichen Blattstielbündel der betreffenden Seite versorgt, nur unten im mittleren Teilblättchen wird ein kleiner Streifen links und rechts unten von dem kleinen Zwischenbündel des Blattstiels versorgt, wie aus Fig. 12 hervorgeht. Die physiologischen Feststellungen über die Versorgung der 3 Teilblättchen durch die Leitbündel des Blattstiels stimmen mit den Beobachtungen überein, die wir bei der anatomischen Untersuchung über die Zusammensetzung der 3 Primärnerven der Teilblättchen aus den Leitbündeln des Blattstiels gemacht haben.

Druckversuche. Die Bündelverbindungen in der Spreitenbasis bewirken bei Druckversuchen einen sehr schnellen Ausgleich in der Eosinverteilung. Bei Oeffnung des größeren rechten Blattstielbündels c (Temperatur = $17^1/_2{}^0$ C., Feuchtigkeit = 70 %) hatte sich bereits nach 10 Minuten die Eosinfärbung überall hin in den Nerven der 3 Teilblättchen verteilt, auf der linken Seite war allerdings die Färbung nicht ganz so intensiv wie auf der rechten.

8. Typus. Alchemilla vulgaris L.

Dieser Typus wurde genauer untersucht; der Leitbündelverlauf wurde bis in die Endigungen der Spreite hinein verfolgt, und es wurden auch seine direkten Beziehungen zu dem Assimilationsgewebe festgestellt.

Kurze Charakteristik des Typus: 3bündelige Blattspur; nur eine durch Bündelverbindungen charakterisierte Zone in der Spreitenbasis; ringförmige, nur schwach geschlossene Bündelverbindung; Durchkreuzungen.

Alchemilla nimmt unter den Rosaceen eine merkwürdige Sonderstellung ein. Petit (1893, S. 487) charakterisiert den Leitbündelverlauf der Rosaceen damit, daß im Blattgrund die beiden seitlichen der 3 eingetretenen Blattspurbündel je ein Teilstück nach dem medianen Bündel abgeben, das sich mit diesem vereinigt. Das von Gerresheim untersuchte *Agrimonia* und andere Rosaceen mit Fiederblättern zeigen dieses Charakteristikum, ebenso die handnervigen Blätter der *Potentilla* Arten und von *Waldsteinia geoides*, die ich noch vergleichend untersucht habe. *Alchemilla* hat ganz anderen Leitbündelverlauf; am nächsten steht *Alchemilla* das von Gerresheim untersuchte Fiederblatt von *Sorbus*. Betreffs weiterer Einzelheiten sei auf die Zusammenfassung Kap. III verwiesen.

Anatomische Untersuchung.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blattspreite von *Alchemilla vulgaris* ist 11lappig; die Spreite ist zwischen den einzelnen Lappen mäßig stark eingebuchtet. Jeder Lappen ist von einem kräftigen Primärnerven durchzogen. Die Größe der Lappen und damit die Stärke der Primärnerven nimmt vom medianen seitlich allmählich ab. Außer den 11 stärkeren Primärnerven verlaufen im äußersten linken und rechten Spreitenrande noch einige kleine Primärnerven. Der Blattrand ist gesägt; auf den Spitzen der Zähne befinden sich Wasserspalten. Eine genaue Beschreibung der Blattspreite folgt weiter unten.

Anschluß des Blattstiels an die Achse. Die Leitungsbahnen der Achse bilden ein weites von einer gemeinsamen Endodermis umschlossenes Bündelrohr; die einzelnen Leitbündel haben denselben Bau wie die weiter unten beschriebenen Leitbündel des Blattstiels; nur sind die Leitbündel der Achse collateral, die des Blattstiels concentrisch. Den Anschluß der Leitbündel des Blattstiels an das Leitungssystem der Achse hat de Candolle (1893, S. 487) beschrieben: „Aus dem Zentralzylinder der Achse bezw. des Rhizoms, lösen sich 3 Gruppen von Tracheen heraus, 2 kleinere seitliche, die collateral sind und eine große mediane, ringförmige. Die beiden seitlichen sind die beiden seitlichen Leitbündel des Blattstiels. Die ringförmige Tracheengruppe stellt das Leitungssystem eines Achsensprosses dar. Daraus löst sich erst nachträglich eine collaterale Gruppe heraus: das mediane Bündel des Blattstiels.“ Wenn in der Blattachsel kein Achsensproß steht, so löst sich das mediane Leitbündel des Blattstiels unmittelbar als collaterale Tracheengruppe aus dem Bündelrohr der Achse heraus. Die 3 collateralen Leit-

bündel werden bald durch Zusammenschluß ihrer Flanken concentrisch; sie werden so aus Rinnenbündeln zu Rohrbündeln. Das mediane Leitbündel ist etwas größer als die beiden seitlichen.

Die Blattscheide. In den Blattgrund treten also 3 Rohrbündel ein. Die am Blattgrund sitzenden beiden Nebenblätter sind zusammengewachsen und umgeben zusammen mit dem Blattgrund als Blattscheide die Achse; die Spitzen der Nebenblätter sind frei. De Candolle hat (1893, S. 488) gezeigt, daß das mediane Blattstielbündel ohne Zweige abzugeben die Blattscheide durchläuft, während die beiden seitlichen nach ihrer jeweiligen Seite kleine Teilstücke abgeben, welche die Bündel der Nervatur der Blattscheide und der beiden Stipeln bilden.

Bau des Blattstiels. Die Querschnittsform des Blattstiels ist oberhalb des Blattgrunds stumpf dreieckig, die der Achse zugewandte Seite des Dreiecks ist größer als die beiden anderen Seiten; in jeder der 3 Ecken liegt eines der 3 Leitbündel; sie sind also zu einer flachen Bündelrinne angeordnet. Nach oben zu wird die Querschnittsform des Blattstiels bald immer rundlicher, doch bleibt die der Achse zugewandte Seite, die Oberseite, immer etwas abgeflacht. Ganz oben ist die Querschnittsform ziemlich regelmäßig oval. In der ganzen Länge des Blattstiels kommen zwischen den 3 Blattstielbündeln keinerlei Bündelverbindungen vor. Selten spaltet sich eines der beiden seitlichen Blattstielbündel in 2 Hälften, die aber nicht weit aus einander rücken und bald wieder zu einem einzigen Rohrbündel mit einander verschmelzen.

Die Tracheen des Rohrbündels sind zu radialen Tracheenplatten angeordnet, zwischen denen kaum diffuse Verbindungen zu erkennen sind. Das ganze Rohrbündel wird von einer Endodermis umschlossen. Nach innen folgt collenchymatisch verdicktes Parenchym, von dem in seltenen Fällen die 2—3 äußersten Schichten zu Sklerenchym umgewandelt sind. Daran schließen sich die Siebröhren, die keine besondere Gruppierung erkennen lassen, sondern sich meist alle berühren. Weiter nach innen folgt eine höchstens 3 Zellagen dicke Schicht dünnwandiger, fast cambiumartig, aber sehr reduziert aussehender Parenchymzellen, dann Sklerenchym, an das sich die radialen Tracheenplatten anschließen. Zwischen den Tracheenplatten befindet sich Sklerenchym. Der im Querschnitt vollkommen ringförmige Tracheenteil umgibt ein zentrales, sehr dickwandiges Parenchym, das sich bis höchstens zur Hälfte des Tracheenteils zwischen die Tracheenplatten nach außen einschiebt. Das Sklerenchym, das den übrigen Raum zwischen den Tracheenplatten ausfüllt und den Tracheenteil umgibt, schließt dies zentrale Parenchym vollständig gegen das Parenchym außerhalb des Tracheenteils ab. Diesen eben geschilderten Bau zeigt das Leitbündel eines alten, völlig erwachsenen Blattstiels. Bei einem jungen Blattstiel hat das einzelne Leitbündel folgenden Bau: Die Endodermis befindet sich erst im Primärzustand, zeigt also nur den kasparischen Streifen; die collenchymatisch verdickten Parenchymelemente sind viel dünnwandiger; Sklerenchym fehlt ganz, über und zwischen den Tracheenplatten liegt dünnwandiges Parenchym; die Siebröhren sind im Querschnitt in einzelne, durch weitlumige Parenchymzellen getrennte Gruppen gesondert. Diesen zuletzt geschilderten Bau zeigt auch das Leitbündel eines älteren erwachsenen Blattstiels kurz unterhalb der Spreite. Die Leitbündel werden von unten nach oben im Blattstiel allmählich reduziert, sodaß sie unten die erst geschilderte endgültige Ausbildung, oben den Bau eines jungen, noch nicht ganz ausgebildeten Leitbündels zeigen.

Die Tracheenplatten laufen im ganzen Blattstiel parallel nebeneinander her und stehen höchstens durch wenige diffuse Verbindungen mit einander in Zusammenhang. Bei Besprechung der physiologischen Versuche soll noch näher auf diese Tatsache eingegangen werden.

Genaue Beschreibung des Leitbündelverlaufs in der Spreitenbasis (Hierzu Taf. III, Fig. 13). De Candolle hat (1893, S. 488) Teilungsvorgänge bei *Alchemilla vulgaris L.* beschrieben; er gibt auch eine Abbildung, die erkennen läßt, daß sich das mediane Blattstielbündel in 3 gleich große Teilstücke gespalten hat, während die beiden seitlichen auf der Seite, die sie einander zukehren, ebenfalls mehrere kleine Teilstücke abgespalten haben. Eine nähere Beschreibung dieser Vorgänge gibt er nicht. Bougyes beschreibt (1902 S. 87/88) von *Alchemilla cariaca* Teilungen und von *Alchemilla alpina* gibt er an (S. 88), daß sich das mediane Blattstielbündel in 3 Teilstücke spalte; ferner erfolge eine zweimalige Vereinigung und Trennung der beiden seitlichen Blattstielbündel. Diese Beobachtung ist unrichtig; ich habe *Alchemilla alpina* nachgeprüft und gefunden, daß die Verhältnisse genau dieselben sind, wie sie für *Alchemilla vulgaris* beschrieben werden sollen.

Zur Untersuchung der Vorgänge des Leitbündelverlaufs in der Spreitenbasis von *Alchemilla vulgaris* wurde ein 6,17 mm großes Stück durch Mikrotomserienschnitte in 617 Schnitte zu je 10 μ zerlegt. Fig. 13 zeigt die Rekonstruktion des Leitbündelverlaufs in dieser Schnittserie. In dem unteren Querschnitt sind die 3 Leitbündel des Blattstiels von links nach rechts mit den Buchstaben a, b und c bezeichnet; im oberen Querschnitt sind die Nervenbündel der Spreite von links nach rechts mit

den Ziffern 1—18 bezeichnet. Diese Ziffern bezeichnen auch den betreffenden Primärnerven und den Spreitenlappen selbst. Das größere mediane Blattspurbündel b spaltet sich bei α und α' in 3 gleich große Teilstücke b' (links), b (Mitte) und b'' (rechts). Das Mittelstück b tritt in keine weiteren Beziehungen zu irgend einem anderen Leitbündel, sondern tritt sofort in die Spreite ein als Bündel des medianen Primärnerven (10).

Linke Seite: Das vom medianen Blattstielbündel b bei α (= 3420 μ) nach links abgegebene Teilstück b' tritt bei β (= 4310 μ) an das linke Blattstielbündel a. Diese Vereinigung dauert bis γ (= 4660 μ), also über eine Länge von 350 μ. Hier geben die vereinigten a + b' nach rechts das Bündel des Spreitennerven 9 ab. Der verbleibende Rest spaltet bei δ wiederum nach rechts das Bündel des Spreitennerven 8 ab. Der jetzt noch vorhandene Rest spaltet sich noch zweimal, das letzte Mal schon in der Spreite, in die 3 Bündel der nächstfolgenden Spreitennerven 7, 6 und 5. Das linke Blattstielbündel a hat noch vor der Vereinigung mit b' nach rechts 2 kleine Teilstücke abgegeben: a' bei ε (2950 μ) und a' bei η (= 3640 μ). a'' tritt unmittelbar als Bündel des kleinen Primärnerven 4 des äußersten linken Spreitenrandes in die Blattspreite ein. Auf das weitere Verhalten des bei ε abgegebenen Teilstücks a' komme ich später noch zurück.

Rechte Seite: Das rechte vom medianen Blattstielbündel b bei α' (= 2970 μ) abgegebene Teilstück b'' tritt bei β' (= 4040 μ) an das rechte Blattstielbündel c. Die Vereinigung dauert bis γ' (= 4420 μ), also über eine Strecke von 380 μ. Die vereinigten c + b'' spalten nun successive nach links die Bündel der Spreitennerven der rechten Spreitenseite ab, zuerst 11 und sofort in der Richtung von links nach rechts bis zum letzten der starken Primärnerven der rechten Spreitenseite (15). Das rechte seitliche Blattstielbündel c gibt bei ε' (= 2970 μ) nach links ein kleines Teilstück c' ab, das sich mit dem vom linken seitlichen Blattstielbündel a bei ε (= 2950 μ) abgespaltenen Teilstück a' bei ζ (= 3660 μ) vereinigt. Die vereinigten Teilstücke a' + c' geben bei η' (= 3950 μ) nach rechts ein Teilstück als Bündel des kleinen Primärnerven 16 des äußersten rechten Spreitenrandes ab. Der verbleibende Rest teilt sich bei ϑ (= 4190 μ) in ein rechtes und ein linkes Teilstück. Das rechte Teilstück spaltet sich bei $\varkappa$' in die Bündel der kleinen Primärnerven 17 und 18 des äußersten rechten Spreitenrandes; das linke Teilstück spaltet sich noch zweimal (bei $\varkappa$ und λ) in die Bündel der drei kleinen Primärnerven 1, 2 und 3 des äußersten linken Spreitenrandes.

Zur besseren Verständlichkeit des in der Rekonstruktionsfigur 13 dargestellten Leitbündelverlaufs sind in Fig. 14 die wichtigsten Querschnittsbilder aus der vorliegenden Schnittserie abgebildet. Sie sind auf den in Fig. 13 mit den Ziffern I—VI angegebenen Höhen mit Hilfe des Zeichenapparates aufgenommen und zeigen daher gleichzeitig auch die Größenverhältnisse der 3 Blattstielbündel und ihrer jeweiligen Teilstücke. Fig. 14 I zeigt zunächst die 3 Blattstielbündel in ihrer gegenseitigen Orientierung; die Größe des medianen Bündels b übertrifft die der beiden seitlichen daher so beträchtlich, weil b kurz vor der 3. Spaltung steht und den Teilungen eine Verbreiterung der betreffenden Leitbündel vorangeht (s. weiter unten). In Fig. 14 II ist die 3. Spaltung des mittleren Blattstielbündels b beinahe beendet, die beiden seitlichen Blattstielbündel a und c haben je ihr erstes Teilstück a' und c' abgegeben. Man sieht, daß die 3 Teilstücke von b (b', b und b'') ziemlich gleiche Größe haben, während die von den beiden seitlichen Blattstielbündeln a und c abgegebenen Teilstücke a' und c' nur sehr klein sind. Auf der Höhe der Fig. 14 III ist die 3. Spaltung des Mittelbündels b vollständig; das linke seitliche Blattstielbündel a hat sein zweites, ebenfalls sehr kleines Teilstückchen a'' abgegliedert und die beiden ersten Teilstücke von a und c (a' und c') haben sich vereinigt. Auf der Höhe der Fig. 14 IV beginnt auf der linken Seite die Vereinigung des linken seitlichen Blattstielbündels a mit dem vom Blattstielmittelbündel b nach links abgegebenen Teilstück b', während die analoge Vereinigung auf der linken Seite (b'' + c) gerade ihr Ende erreicht; das Bündel des kleinen Primärnerven 16 des äußersten rechten Spreitenrandes hat sich von den vereinigten Teilstückchen a' + c' schon abgezweigt, auch die bei ϑ erfolgte Spaltung dieser vereinigten a' + c' ist bereits eingetreten. Auf der Höhe der Fig. 14 V sind die beiden Bündel der starken Primärnerven seitlich des Mittelnerven (9 und 11) bereits abgespalten. Auf der Höhe der Fig. 14 VI sind die Bündel der Primärnerven 9—12 schon abgespalten, ebenso sämtliche kleinen Primärnerven des äußersten linken und rechten Spreitenrandes (1—4 und 16—18); das Bündel des Primärnerven 8 trennt sich gerade los, die Spaltung des verbleibenden Restes in die übrigen Bündel der Primärnerven 5—7 auf der linken und 13—15 auf der rechten Seite erfolgt etwas später. In Fig. 13 ist der obere Querschnitt der besseren Uebersicht halber symmetrisch gezeichnet; in Wirklichkeit müßte er etwa wie Fig. 14 VI aussehen.

Wie aus den beiden Abbildungen Fig. 13 und 14 hervorgeht, geben rechte und linke Seite kein genaues Spiegelbild des Leitbündelverlaufs von einander. Doch ist der Unterschied beider Seiten von einander hauptsächlich nur der, daß die Teilungen auf beiden Seiten nicht auf gleicher Höhe erfolgen. Eine wirkliche Verschiedenheit der beiden Seiten von einander zeigt sich in der Verteilung der kleinen Primärnerven des äußersten linken und rechten Spreitenrandes. Näheres darüber soll bei Besprechung der physiologischen Versuche gesagt werden. Erwähnt kann noch werden, daß bei einer zweiten von mir angefertigten Schnittserie im äußersten linken Spreitenrande 3, im äußersten rechten Spreitenrande 2 kleine Primärnerven vorhanden waren.

Zu erwähnen ist ferner noch das Auftreten kleiner, blind endender Bündelchen in der Spreitenbasis, die nach unten mit einer Trachee blind enden und nach oben zu allmählich an Größe zunehmen. In Fig. 13 sind sie durch die punktierten Linien angedeutet. Das unterste dieser blind endenden Bündelchen tritt bei x (= 4600 μ) auf. In der vorliegenden Schnittserie zeigten sie noch keinerlei Beziehungen zu einander oder zu den andern Leitbündeln; später gehen sie in das Maschennetz der Spreite über.

Ueber die Veränderung in der äußeren Form des Blattstiels beim Uebergang in die Blattspreite läßt sich folgendes sagen: Das Oval des Querschnitts wird nach oben zu immer länglicher. Mit zunehmender Differenzierung der Primärnervenbündel der Spreite erscheint erst auf der Unterseite eine sanfte Einbuchtung rechts vom Mediannerven, der bald eine weitere Einbuchtung links von diesem folgt, bis das Bündel in einer auf der Unterseite der Blattspreite stark vorspringenden Rippe liegt (Fig. 14 IV—VI). Wenig später als diese Einbuchtung auf der Blattoberseite zeigt sich eine Einbuchtung auf der Blatt-

unterseite, während gleichzeitig im Innern des Querschnitts ein kleiner Interzellularraum erscheint. Der Interzellularraum und die Einbuchtung auf der Oberseite werden immer größer, bis schließlich das Gewebe zwischen ihnen schwindet und so der äußerste linke und rechte Spreitenrand von einander getrennt sind (Fig. 14 V und VI). Die jetzt noch vorhandene bogenförmige Querschnittsform, deren Enden noch stark eingekrümmt sind, breitet sich dann immer flacher zur ebenen Fläche der Blattspreite aus.

Die Teilungen und Bündelverbindungen: Die Vorgänge bei der Teilung eines Leitbündels oder der Abschnürung eines kleinen Teilstückes sind sehr einfach. Das betreffende Bündel, das sich zur Teilung anschickt, verbreitert sich und schnürt sich allmählich ein, sodaß die entstandenen Teilstücke wieder Rohrbündel sind. Für *Gunnera* hat Schnegg (1902, S. 161) sehr eingehend die Teilung des konzentrischen Blattstielbündels in die Leitbündel der Spreitennerven beschrieben. *Gunnera* besitzt ein Rohrbündel im Blattstiel, das ähnlich gebaut ist, wie eines der 3 Rohrbündel von *Alchemilla;* die Teilungen der Bündel vollziehen sich bei beiden genau in der gleichen Weise durch Einschnürung; vor der Teilung verbreitert sich das betreffende Bündel, das sich zur Teilung anschickt; besonders bemerkenswerte Vorgänge treten bei den Teilungen nicht auf. Betreffs genauer Einzelheiten sei auf die Arbeit von Schnegg (1902) verwiesen.

Die Verbindungen des Tracheensystems von *Alchemilla* sind in der Spreitenbasis in zweifacher Weise ausgebildet: Als Bündelverbindungen im engeren Sinne (bei der Vereinigung von a + b', c + b'' und a' + c') und als Strangbrücken zwischen den Tracheenplatten des einzelnen Leitbündels.

Bündelverbindungen im engeren Sinne: Beim Zusammentreten der beiden Bündel a und b' (bezw. c und b'') sind beide Bündel etwa gleich groß (Fig. 14 III). Nachdem jedoch die Vereinigung vorüber ist, hat das seitliche Blattstielbündel a (bezw. c) bedeutend an Größe zugenommen, während das Bündel, mit dem es in Beziehung getreten ist, b' (bezw. b'') bedeutend an Größe abgenommen hat, wie es aus dem Vergleich der Querschnitte Fig. 14 III–V hervorgeht. Durch die anatomische Untersuchung konnte ich feststellen, daß bei dieser Vereinigung von a + b' (bezw. c + b'') ein ziemlich großer Teil von Tracheen von b' (bezw. b'') in das betreffende seitliche Blattstielbündel a (bezw. c) hinübergetreten war, was zu dem erwähnten Größenunterschied nach der Vereinigung führte. Auch in umgekehrter Richtung schienen wenige Tracheen hinübergewandert zu sein, also von a nach b' (bezw. von c nach b''). Doch konnte dies erst endgültig durch die physiologische Untersuchung mit Sicherheit geschlossen werden, und soll daher an dieser Stelle noch eingehender besprochen werden. Auch bei der Vereinigung von a' + c' findet ein Hinüberwandern von Tracheen statt, indem c' an a' einige Tracheen abgibt. Es ist also aus dem einen Leitbündel eine Anzahl Tracheenstränge in das andere Leitbündel hinübergewandert und bilden von da ab einen organischen Bestandteil dieses Leitbündels.

Die Strangbrücken: Innerhalb eines solchen Leitbündels nun finden sich die direkten Verbindungen zwischen den einzelnen Tracheen bezw. Tracheenplatten dieses Leitbündels; bei *Alchemilla* bestehen sie in der Hauptsache aus diffusen Verbindungen zwischen den einzelnen Tracheenplatten, sind also Strangbrücken. Es wurde bei Beschreibung der Anatomie des Blattstiels hervorgehoben, daß die Tracheenplatten innerhalb des Blattstiels ziemlich isoliert verlaufen und durch Sklerenchym bezw. Parenchym von einander getrennt sind. Diffuse Verbindungen zwischen den einzelnen Tracheenplatten kommen im Blattstiel nur in sehr geringem Maße vor. Dies ändert sich in der Spreitenbasis. Man sieht hier sehr zahlreich diffuse Verbindungen zwischen 2 benachbarten Tracheenplatten auftreten, sogar unmittelbar legen sich manchmal 2 benachbarte Tracheenplatten oder Teile derselben an einander an. Auf diese Weise ist innerhalb eines Leitbündels ein unmittelbarer Zusammenhang aller Tracheen hergestellt, und zwischen 2 verschiedenen Leitbündeln wird dieser Zusammenhang dadurch erreicht, daß immer 2 benachbarte Leitbündel oder wenigstens Teile derselben auf einer bestimmten Höhe in einem einzigen Leitbündel vereinigt sind, indem dann in der eben geschilderten Weise ein Zusammenhang zwischen den einzelnen Tracheenplatten besteht. Bei Besprechung der physiologischen Versuche werde ich noch näher auf die physiologische Bedeutung dieser Tatsachen zurückkommen.

Zusammenfassung der genauen Untersuchung des Leitbündelverlaufs in der Spreitenbasis. (Taf. III, Fig. 13 und 14). Fassen wir die Ergebnisse der Untersuchung des Leitbündelverlaufs in der Spreitenbasis kurz zusammen: Das mediane Blattstielbündel b spaltet sich in 3 gleich große Teilstücke (b,' b und b''), von denen das mittlere b, ohne irgend wie in weitere Beziehung zu einem anderen Bündel zu treten, als Leitbündel des medianen Nerven (10) in die Blattspreite eintritt. Die beiden seitlichen Teilstücke vereinigen sich mit dem ihnen jeweils benachbarten Blattstielbündel (b' mit a auf der linken Seite, b'' mit c auf der rechten Seite), wobei sie einen großen Teil ihrer Tracheen an dieses abgeben und selbst wenige Tracheen von diesem empfangen. Das so verkleinerte Bündel bildet das Bündel des dem Mediannerven links bezw. rechts benachbarten Spreitennerven (b' bildet 9, b'' bildet 11). Die vergrößerten seitlichen Blattstielbündel spalten successive die übrigen Primärnervenbündel der Spreite ab; der Vorgang schreitet auf der linken Seite von links nach rechts, auf der rechten von rechts nach links, also vom medianen Spreitennerven aus seitlich fort. Die Bündel der kleinen Primärnerven des äußersten linken und rechten Spreitenrandes (1—4 und 16—18) stammen von den seitlichen Blattstielbündeln. Das rechte Blattstielbündel c sendet einige Tracheen in die Bündel der kleinen Primärnerven des äußersten linken Spreitenrandes. Der Zusammenhang der Tracheenplatten eines Leitbündels wird durch diffuse Verbindungen hergestellt, die in der Spreitenbasis sehr zahlreich auftreten. Indirekt befinden sich die Tracheenplatten sämtlicher Leitbündel im Zusammen-

hang mit einander dadurch, daß je 2 Teilstücke zweier benachbarter Blattstielbündel auf einer bestimmten Höhe innerhalb eines einzigen Leitbündels vereinigt sind und hier durch Strangbrücken, die die einzelnen Tracheenplatten mit einander verbinden, in Zusammenhang mit einander stehen.

Die Blattspreite.

Die Nervatur der Spreite. Die Nervatur der Blattspreite von *Alchemilla vulgaris* ist actinodrom (Ettingshausen 1864): Eine Anzahl gleich starker Primärnerven verläuft strahlig von der Spreitenbasis aus in die Spitze des jeweiligen Spreitenlappens; jeder Spreitenlappen hat wiederum craspedodrome Nervatur: Die vom Primärnerven abgehenden Sekundärnerven enden in den Zähnen des Blattrandes. Die oberen Sekundärnerven verlaufen meist direkt in einen Zahn des Blattrandes; die unteren spalten sich erst in 2 Zweige, von denen jeder in einen Zahn des Blattrandes eintritt; oder auch 2 Zweige benachbarter Sekundärnerven vereinigen sich und verlaufen gemeinschaftlich in einen Zahn des Blattrandes. Vom Primärnerven zweigen außer den Sekundärnerven noch eine Anzahl schwacher Tertiärnerven ab, die sich bogenförmig an den benachbarten Sekundärnerven anlegen. In größerer Entfernung vom Primärnerven werden die Sekundärnerven durch schwach bogig verlaufende Tertiärnerven mit einander verbunden, und zwar sowohl die Sekundärnerven eines und desselben Primärnerven, als auch die Sekundärnerven benachbarter Primärnerven; letztere stellen somit einen Zusammenhang zwischen 2 benachbarten Spreitenlappen her; auf ihre Bedeutung ist weiter unten und in Kap. VII zurückzukommen. Alle übrigen Nerven der Blattspreite zeigen keine erhebliche Unterschiede, sodaß eine weitere Einteilung in die Nerven nächst höherer Ordnungen überflüssig erscheint; wir können sie alle als Bestandteile des eigentlichen Maschennetzes der Blattspreite auffassen.

Innerhalb der einzelnen Maschen des Leitbündelnetzes der Spreite finden sich zahlreiche blinde Enden, die teils als längere Zweige, teils nur als ganz kurze Fortsätze in die Maschen hineinragen. Die Endigung besteht aus einer am Ende meist etwas verbreiterten Trachee, die von einer parenchymatischen, langgestreckten Zelle begleitet wird, wie sie Haberlandt (1904, S. 33) als „Uebergangszelle“ beschreibt. Ueber der Endigung schließt die Parenchymscheide kappenförmig zusammen.

Periphere blinde Enden finden sich in den auf den Spitzen der Zähne des Blattrandes befindlichen Wasserspalten. Für *Alchemilla vulgaris L.* hat Reinke diese Wasserspalten beschrieben (1876, S. 136): „In jeden Zahn tritt ein medianes und zwei seitliche Gefäßbündel ein, die mit einander verschmelzen und dicht unter der Spitze des Zahnes blind in einem kleinzelligen Parenchym enden; über dieser Endigung liegen die Wasserspalten.“ Nach Spanjer (1898, S. 27) besitzen die Wasserspaltenapparate der Rosaceen eine geschlossene Scheide, die das Epithem umgibt und deren Zellen in Schwefelsäure ebenso leicht löslich sind, wie die des umgebenden Parenchyms.

Bau und Reduktion der Spreitennerven. Die Leitbündel der Primärnerven der Blattspreite sind in der Nähe der Spreitenbasis noch Rohrbündel, im Querschnitt zeigen sie also concentrischen Bau. Bald werden sie jedoch dadurch, daß die Tracheen auf der Oberseite des Rohrbündels als Seitennerven in die Spreite abgegeben werden, zu einem Rinnenbündel und zeigen dann im Querschnitt collateralen Bau und die normale Lage der Leitbündel der Spreitennerven: Tracheenteil auf der Blattoberseite, Siebteil auf der Blattunterseite. Zwischen Tracheenteil und der Epidermis der Blattoberseite einerseits und dem Siebteil und der Blattunterseite andererseits liegt chlorophyllfreies, fast lückenlos an einanderschließendes Collenchym. Mit abnehmender Stärke der Nerven geht allmählich die Reduktion der Leitbündel vor sich und zwar ganz in der von A. Meyer (1907, S. 24/25) für *Rosa* beschriebenen Art und Weise. Für *Alchemilla* ist noch hinzuzufügen: Die Suberinlamelle der Endodermis schwindet beim Uebergang von Blattstiel zu Blattspreite streifenweise; ein Querschnitt durch das Leitbündel eines Primärnerven oberhalb der Spreitenbasis zeigt die Suberinlamelle nur mehr bei einzelnen Gruppen von 2—4 Zellen; aber auch bei diesen schwindet die Suberinlamelle sehr bald. Der kasparische Streifen läßt sich bis in schwache Tertiärnerven hinein noch deutlich erkennen. (Siehe auch Mylius 1912, S. 41/42).

Abgabe der Seitennerven. Die Abgabe der Seitennerven vom Primärnerven geht auf sehr einfache Weise vor sich: Auf derjenigen Seite des Nervenbündels, auf der der Seitenzweig abgegeben wird, löst sich eine Anzahl Tracheen von der betreffenden Flanke des Leitbündels los und

tritt seitlich in die Spreite. Der regelmäßige Querschnitt des Leitbündels wird durch die Abgabe dieser Tracheen unsymmetrisch. Wenn fast gleichzeitig auf der anderen Seite ein Seitenzweig nach der anderen Seite in die Spreite abgegeben wird, so wird die Regelmäßigkeit des Bündelquerschnitts durch diese Abgabe von Tracheen auf der entgegengesetzten Seite wieder hergestellt; tritt nicht gleichzeitig auf der anderen Flanke des Leitbündels ebenfalls eine Abgabe von Tracheen ein, so wird die Regelmäßigkeit des Bündelquerschnitts durch nachträgliche Krümmung des Leitbündels wieder hergestellt. Stets bilden nur Tracheen derjenigen Flanke des Leitbündels, auf deren Seite die Abgabe des Seitenzweiges erfolgt, das Leitbündel dieses Seitennerven.

Epidermis und Mesophyll. Die beiderseitige Epidermis ist mit großen, einzelligen Haaren bedeckt, die besonders dicht über dem Primärnerven stehen. Spaltöffnungen sind auf beiden Seiten zahlreich vorhanden, auf der Oberseite nicht ganz so viel als auf der Unterseite. Die Spreite zeigt den typischen bifacialen Bau de Bary's (1877, S. 426). An die Epidermis der Blattoberseite schließt sich eine einzige Schicht von Pallisadenzellen an; die Länge der Pallisadenzellen beträgt 30—35 μ; ihre Breite direkt unterhalb der Epidermis, wo sie schwach verbreitert sind, etwa 9 μ. An die Pallisadenzellenschicht schließt sich ein äußerst lockeres Schwammparenchym an, das so locker ist, daß die nach allen Richtungen hin verzweigten Schwammparenchymzellen in einem dünnen Querschnitt fast zusammenhanglos erscheinen. Die Pallisadenzellen sind an den verschiedenen Stellen der Spreite ziemlich gleichmäßig verteilt, wie folgende Zählungen zeigen, die an verschiedenen Stellen der Blattspreite erhalten wurden; die angegebenen Zahlen sind auf ein qdrmm berechnet. Die Stellen der Blattspreite, an denen die Zählungen ausgeführt wurden, sind in Fig. 15 mit den entsprechenden Buchstaben bezeichnet:

Bei α 640 Pallisadenzellen auf 1 qdrmm
„ γ 735 „ „ „ „
„ δ 673 „ „ „ „
„ ε 611 „ „ „ „

Im Durchschnitt 675 Pallisadenzellen auf 1 qdrmm

Die Dicke der Blattspreite beträgt innerhalb einer Masche 0,1 mm. Die Blattspreite von *Alchemilla vulgaris L.* gehört somit zu dem biologischen Typus der „aruncoiden Blattspreite" (Anheißer 1900). Die Bezeichnung „aruncoid" ist nach Aruncus silvester Kosteletzky gebildet. Eine solche aruncoide Blattspreite zeichnet sich aus durch gesägten Rand und craspedodromen, oder doch annähernd craspedodromen Verlauf der Nervatur. Hierzu gehören nach Anheißer die dünnsten Blätter der einheimischen Flora (S. 26). Die Dicke der Blattspreite von *Alchemilla* paßt gut zu den Angaben, die Anheißer (S. 23/24) über die Dicke einiger aruncoider Blattspreiten macht. Ein Unterschied *Alchemilla's* vom Normaltyp der aruncoiden Blattspreite besteht jedoch in der Verteilung der Spaltöffnungen. Während alle von Anheißer untersuchten aruncoiden Blattspreiten Spaltöffnungen nur auf der Blattunterseite haben, hat *Alchemilla* solche auf beiden Seiten.

Maschendichte. Es wurde noch geachtet auf die Dichtigkeit des Maschennetzes innerhalb der Spreite und auf die Nervenlänge, die ein bestimmtes Gebiet der Spreite versorgt.

Lage des untersuchten Blattstückes (Fig. 16)	Maschenanzahl	Inhalt in qdrmm	Nervenlänge in cm	Durchschnittsinhalt der Masche in qdrmm	Nervenlänge auf 1 qdrmm
I Bei α	14	23,1	2,188	1,5	9,428 cm
II Bei β	13	25,5	2,764	1,95	10,84 „
III Bei γ	26	33,9	3,426	1,3	10,1 „
IV Bei δ	25	18,6	3,14	0,744	11,5 „
V Bei ε	11	20,0	1,93	1,818	9,65 „

Durchschnittliche Nervenlänge auf 1 qdrcm = 10,3 cm

Vorstehende Tabelle gibt die durch Messungen erhaltenen Zahlen an; die Stellen der Blattspreite, an denen die Messungen ausgeführt wurden, sind wiederum in Fig. 15 durch die betreffenden Buchstaben (z. B. α) bezeichnet. Die von mir ermittelten Zahlen sind ähnlich vieler von Schuster angegebener Zahlen (1910, S. 216); Zalenski hat durchschnittlich etwas niedrigere Zahlen gefunden (1902, S. 435—38). Man sieht aus der Tabelle, daß die Dichtigkeit der Maschen innerhalb der Spreite etwas schwankt. Am geringsten ist sie in unmittelbarer Nähe der starken Primärnerven, am größten oben in der Mitte zwischen 2 Primärnerven (5. Columne). Wo aber der Durchschnittsinhalt der Maschen am größten ist, da kommen mehr und größere blinde Enden vor, sodaß beim Verrechnen der Nervenlänge mit dem Mascheninhalt und bezogen auf 1 qdrcm (6. Columne) größere Unterschiede, wie sie in der Dichtigkeit der Maschen hervortreten, verschwinden. Aus diesen Zahlen ergibt sich ein ähnliches Prinzip in der Verteilung der Spreitennerven, wie es Schuster (1908) gefunden hat: daß nämlich (S. 235) von einer möglichst geringen Nervenlänge möglichst gleichmäßig die Blattfläche durchzogen wird. Bei vorstehenden Zählungen sind alle Leitungsbahnen mitgezählt, also auch die nicht der unmittelbaren Wasserversorgung dienenden direkten Leitungsbahnen und die Verbindungsbahnen. Streng genommen dürften bei diesen Zählungen nur die Wasserbahnen des Verteilungsnetzes berücksichtigt werden; es würde sich dadurch die oben angegebene Nervenlänge auf 1 qdrcm etwas erniedrigen, doch können die Verschiebungen nicht erheblich sein, da die weitaus größte Anzahl der gezählten Leitungsbahnen dem Verteilungsnetz angehört (Siehe Kap. VII betreffs der hier angewandten Begriffe).

Aus vorstehender Tabelle ergibt sich eine durchschnittliche Nervenlänge von 10,3 cm auf einen qdrcm Blattfläche für *Alchemilla vulgaris;* auf einem qdrmm Blattfläche also 10,3 mm Nervenlänge. Die Anzahl der Pallisadenzellen in einem qdrmm Blattfläche beträgt für *Alchemilla vulgaris* nach den oben angegebenen Zahlen 675, sodaß 65 Pallisadenzellen auf einen mm Nervenlänge in der Spreite von *Alchemilla vulgaris* entfallen.

Leitbündel und Mesophyll. Es wurde oben erwähnt, daß die Primärnervenbündel auf der Oberseite und Unterseite mechanische Collenchymverstärkungen haben, die zusammen mit dem Leitbündel einen fast lückenlosen Verband von der Epidermis der Blattoberseite bis zur Epidermis der Blattunterseite herstellen. Mit zunehmender Reduktion der Spreitennerven schwindet allmählich das Collenchym und schließlich verlaufen die Nerven, die nur mehr aus dem Leitbündel selbst (also Tracheen und Siebröhren) bestehen, unmittelbar unterhalb der Pallisadenzellenschicht im Schwammparenchym, sodaß oberhalb und unterhalb des Leitbündels ein von zahlreichen Interzellularen durchsetztes Gewebe liegt.

Neger hat (1912) nach dem Umfang der Interzellularen 2 Typen von Blättern aufgestellt: 1. Interzellularen überall zusammenhängend; diesem Typus folgen Blätter mit lederartigem Habitus, vor allem immergrüne Laubblätter. 2. Interzellularen innerhalb der Spreitennerven zu Bezirken abgeschlossen; diesem Typus folgen Pflanzen mit zarten, krautartigen Blättern.

Diese Unterscheidung läßt sich in dieser Form unmöglich aufrecht erhalten. *Oxalis stricta* hat z. B. ein zartes, krautartiges Blatt, aber die Interzellularen sind nicht zu bestimmt begrenzten Bezirken abgeschlossen, sondern hängen allseitig zusammen (man kann den Zusammenhang der Interzellularen bei *Oxalis stricta* schön beobachten, wenn man die Blattspreite nach unten hält und die Spitze mit Xylol betupft; man kann dann beobachten, wie das in die geöffneten Spaltöffnungen eingedrungene Xylol allmählich durch die allseitig zusammenhängenden Interzellularen capillar in die ganze Spreite hinaufgesogen wird).

Der Abschluß der Interzellularen zu bestimmt begrenzten Bezirken, die wir als „Interzellularkammern“ bezeichnen können, ist wahrscheinlich nur durch mechanische Momente bedingt, hat also mit irgend einer bestimmten Funktion des Gasaustausches wohl kaum etwas zu tun.

Bei Blattspreiten, deren Leitbündel keine mechanische Verstärkungen besitzen, bei denen also das Leitbündel beiderseitig von einem von zahlreichen Interzellularen durchsetzten Gewebe umschlossen ist, ist eine Abgrenzung zu bestimmten Interzellularkammern naturgemäß nicht gegeben. Dieser Fall ist bei vielen Pflanzen mit derben, lederartigen Blättern verwirklicht, kommt aber auch bei Pflanzen mit zarten, krautartigen Blättern vor, wie das erwähnte Beispiel von *Oxalis stricta* zeigt. Solche Blätter dagegen, deren Leitbündel mit ihren mechanischen Verstärkungen einen lückenlosen von der Blattoberseite bis

zur Blattunterseite reichenden Verband bilden, wie es bei *Alchemilla vulgaris* der Fall ist, zeigen eine deutliche Abgrenzung der Interzellularräume zu Interzellularkammern. Solange ein Spreitennerv noch nicht soweit reduziert ist, daß er infolge der mechanischen Verstärkungen an die beiderseitige Epidermis reicht, bildet er einen Abschluß für die Interzellularräume. Mindestens 3 solcher noch nicht so weit reduzierter Nerven werden dann eine Interzellularkammer umschließen, innerhalb deren die Interzellularräume infolge des Fehlens der abgrenzendon mechanischen Verstärkungen zusammenhängen. (Siehe auch Kap. VII und Fig. 22, Taf. IV J. K.).

Physiologische Untersuchung.

Saugversuche. Bei Oeffnung eines der 3 Blattstielbündel für Eosin zeigten sich in der Spreite einzelne von einander isolierte Regionen gerötet. Fig. 15 zeigt durch die Felderteilung, welche Partien der Spreite von den 3 Blattstielbündeln versorgt werden. Man sieht die Durchkreuzungen von Tracheensträngen zweier benachbarter Blattstielbündel, deren Vorhandensein die anatomische Untersuchung wahrscheinlich machte, deutlich durch die angedeutete Felderteilung in der Versorgung der jeweils zugehörigen Regionen der Blattspreite hervortreten. War das Mittelbündel des Blattstiels (b) für Eosin geöffnet, so röteten sich in der Spreite der Mittellappen 10 ganz, auf der rechten Spreitenseite der Lappen 11 ganz außer dem rechten unteren Teil, in Lappen 12 der obere Teil, in Lappen 13 der linke obere Teil. Auf der linken Spreitenseite röteten sich bei Oeffnung des Blattstielmittelbündels b Lappen 9 ganz außer dem linken unteren Teil, in Lappen 8 der obere Teil, in Lappen 7 der rechte obere Teil. Wurde eines der beiden seitlichen Blattstielbündel für Eosin geöffnet, so röteten sich in der Spreite die Partien der betreffenden Spreitenseite, die nicht in der eben angegebenen Art und Weise vom Blattstielmittelbündel b versorgt werden. Außerdem röteten sich, wenn das rechte Blattstielbündel c für Eosin geöffnet war, meist einige der kleinen Primärnerven des äußersten linken Spreitenrandes.

Man sieht, daß der Anteil des Blattstielmittelbündels b an der Versorgung der Spreitenlappen seitlich ganz regelmäßig abnimmt. Das in Fig. 16 dargestellte Schema erläutert diese Versorgung noch eingehender: die einzelnen Spreitenlappen sind successive als Fiederblätter an einer gemeinschaftlichen Blattspindel sitzend gedacht. Man sieht, wie der Anteil des Blattstielmittelbündels b an der Versorgung der Spreitenlappen vom oberen (mittleren) Lappen aus regelmäßig im Verhältnis 1, $^3/_4$, $^1/_2$, $^1/_4$, 0 abnimmt, während gleichzeitig der Anteil der seitlichen Blattstielbündel a und c von oben nach unten im umgekehrten Verhältnis 0—1 zunimmt.

Betrachtet man den Spreitennerven 7 oder 8, so sieht man, daß sein Bündel aus 2 Teilen zusammengesetzt ist, einem vom linken seitlichen Blattstielbündel a und einem vom medianen Blattstielbündel b stammenden Anteile; ein Querschnitt durch einen solchen aus direkten Leitungsbahnen zweier verschiedener Blattstielbündel zusammengesetzten Nervenbündel zeigt aber ein einheitliches Bündel; eine morphologische Sonderung dieser beiden Anteile läßt sich nicht erkennen.

Wir werden in der Zusammenfassung Kap. III noch Gelegenheit haben, auf weitere Einzelheiten über Bündeldurchkreuzungen zurückzukommen.

Wie bei Besprechung der Anatomie des Blattstiels erwähnt wurde, verlaufen die einzelnen Tracheenplatten ziemlich isoliert innerhalb eines Leitbündels und stehen mit einander nur durch Strangbrücken in Zusammenhang. Auch bei den Saugversuchen zeigte sich diese Selbständigkeit der einzelnen Tracheenplatten sehr deutlich bei solchen Versuchen, bei denen durch den Einschnitt nur ein Teil eines der 3 Blattstielbündel für Eosin geöffnet worden war. Fig. 17 zeigt den charakteristischsten Fall aus einer ganzen Reihe ähnlicher Versuche. In der Spreite sind die Partien, die gerötet waren, durch Schraffierung hervorgehoben. Geöffnet war im Blattstiel ein Teil des medianen Leitbündels b und zwar der Teil desselben, der durch die Schraffierung in Fig. 17 b hervorgehoben ist, wobei diese Fig. 17 b den ovalen Querschnitt durch das Blattstielmittelbündel b darstellt; die Teilstriche deuten die Zugehörigkeit zu den 3 Teilstücken an, in die sich dieses Blattstielmittelbündel b bei den Teilungen in der Spreitenbasis spaltet. Ein Vergleich zwischen den Fig. 17 a und 17 b zeigt ohne weiteres den Zusammenhang, der zwischen der teilweisen Rötung der Blattspreite und der teilweisen Rötung dieses

Blattstielmittelbündels b besteht. Andere nur teilweise für Eosin geöffnete Bündel ließen durch die entsprechende Rötung in der Spreite in ähnlicher Weise diese Selbständigkeit der einzelnen Tracheenplatten erkennen.

Bei den Saugversuchen konnte sich die Eosinfärbung von den zu dem geöffneten Blattstielbündel gehörigen Regionen in der Spreite seitlich weiter verbreiten, niemals aber durch die Verbindungsbahnen in der Spreitenbasis. In Kap. VI u. VII ist näher auf diesen Umstand eingegangen; hier sollen nur die betreffenden Versuche besprochen werden, die das Vordringen der Eosinfärbung in der Spreite für *Alchemilla vulgaris L.* zeigen. Im allgemeinen breitete sich die Eosinfärbung nur bei sehr schneller Transpiration in der Spreite in die nicht zu einem geöffneten Blattstielbündel gehörigen Regionen seitlich aus. Bei sehr langsamer Transpiration konnte es vorkommen, daß die gefärbten Partien der Spreite schon infolge einer durch das Eosin hervorgerufenen Giftwirkung verdorrt waren, während inmitten der verdorrten Partien die zu einem von den unter dem mäßigen Wasserdruck stehenden Blattstielbündel gehörigen Regionen noch völlig frisch und turgescent waren.

Das seitliche Vordringen der Eosinfärbung in der Spreite zeigt folgender Versuch: Ich öffnete für Eosin das linke und das rechte seitliche Blattstielbündel (a und c) und isolierte den Mittellappen 10 derart, daß ich die Spreite parallel der Nerven 9 u. 10 und 10 u. 11 genau in der Mitte bis zur Spreitenbasis durchschnitt. Nach Abbruch des Versuches war die Eosinfärbung teilweise bis zu den beiden Schnitträndern vorgedrungen, also in ein Gebiet, das zum Blattstielmittelbündel b gehört, welches sich wohl mit Wasser, aber nicht mit Eosin von unten her versorgen konnte. Der isolierte Mittellappen 10, der Eosin nur durch die Verbindungsbahnen in der Spreitenbasis hätte erhalten können, zeigte nicht die Spur einer Färbung. Ein zweiter Versuch zeigt noch genauer die Art und Weise, wie sich die Eosinfärbung unter Umständen weiter in der Spreite seitlich verbreitet: Die beiden seitlichen Blattstielbündel a und c waren für Eosin geöffnet; die Blattspreite war unverletzt geblieben. Bei Abbruch des Versuches war die Eosinfärbung in dem Bündel des Primärnerven 9 aufwärts gedrungen, war weiter in einem Sekundärnerven der rechten Seite weiter gedrungen und von diesem durch einen verbindenden Tertiärnerven in einen linken Sekundärnerven des benachbarten Primärnerven 10. Direkt unterhalb der Mündung dieses Sekundärnerven zeigte der Primärnerv 10 eine deutlich gefärbte Ecke, weiter nach unten zu verschwand die Farbe allmählich; also ein sehr deutlicher Beweis, daß das Eosin durch die Verbindungsbahnen der Spreite, nicht aber durch die Verbindungsbahnen der Spreitenbasis seitlich weiter gedrungen war. Dasselbe zeigte sich auch bei vielen anderen Saugversuchen, die an *Alchemilla* ausgeführt wurden. Ueber die Bedeutung dieses Vorganges vergleiche man Kap VII S. 68 ff.

Die seitliche Ausbreitung der Eosinfärbung in der Spreite bei Saugversuchen kann außer von schneller Transpiration von den verschiedensten nicht ohne weiteres erkennbaren Bedingungen abhängig sein, die vielleicht indirekt eine Beschleunigung oder Verlangsamung der Transpirationsgröße verursachen. Ein Versuch zeigt die Verschiedenheit im Vordringen der Eosinfärbung bei den beiden Seiten eines und desselben Blattes: Es waren die beiden seitlichen Blattstielbündel für Eosin geöffnet; während nun auf der linken Seite sämtliche der Lappen 7—9, die vom Blattstielmittelbündel b versorgt werden, sich ganz gerötet hatten, waren die entsprechenden vom Blattstielmittelbündel b versorgten Regionen der Lappen 11—14 auf der rechten Seite ganz ungefärbt geblieben.

Druckversuche Wurde in eines der 3 Blattstielbündel Eosin eingepreßt, so röteten sich alle Teile der Blattspreite; dies geschah auch, wenn die Spreite zwischen sämtlichen Primärnerven parallel zu diesen durchschnitten wurde, sodaß sich das Eosin nur durch die Verbindungsbahnen in der Spreitenbasis verteilt haben konnte. Bei langsamer Transpiration kann man beobachten, wie die Eosinfärbung von den unter direktem Druck stehenden Teilen der Spreite allmählich seitlich weiter rückt, wenn in eines der beiden seitlichen Blattstielbündel Eosin eingepreßt wurde. Wurde Eosin in das mediane Blattstielbündel eingepreßt, so ging ein Ausgleich schneller vor sich, als beim Einpressen in eines der beiden seitlichen Blattstielbündel, wie ohne weiteres bei der Betrachtung des Anteils, den das mediane und eines der beiden seitlichen Blattstielbündel an der Versorgung der Spreite haben, verständlich ist. Durch die Nerven der Spreite vollzieht sich ein Ausgleich auf größere Entfernungen nur sehr langsam und unvollkommen: Ich preßte Eosin in das rechte Blattstielbündel ein und durch-

schnitt die Spreitenbasis so, daß Eosin von diesem rechten Blattstielbündel nur direkt in die rechte Spreitenseite gelangen konnte; nach der linken Seite der Spreite konnte ein Ausgleich also nur durch die Nerven der Spreite erfolgen. Noch nach einer Stunde zeigte die Spreite links vom Nerven 7 keine Spur einer Eosinfärbung.

Druckversuche mit verhinderter Transpiration. Bei diesen Versuchen konnte ich feststellen, daß Eosintröpfchen aus den Wasserspalten der Zähne zuerst an den Stellen der Spreite sich zeigten, die zu dem unter Druck stehenden Bündel des Blattstiels gehörten, oder diesen unmittelbar benachbart waren.

Kurze Zusammenfassung der physiologischen Versuche. Bei ziemlich gleichmäßiger Wasserversorgung, wie es bei Saugversuchen der Fall ist, treten die direkten aus den Bündeln des Blattstiels in die Bündel der Spreitennerven führenden Leitungsbahnen deutlich hervor. Jedes Blattstielbündel versorgt ein bestimmtes Gebiet in der Blattspreite, ebenso versorgen die einzelnen Tracheenplatten bestimmte Teile der Blattspreite. Ist aber ein Druckgefälle zwischen den einzelnen Leitungsbahnen vorhanden, so bewirken die Strangbrücken, die in der Spreitenbasis besonders zahlreich auftreten, einen sofortigen genügenden Wasserausgleich zwischen den einzelnen Leitungsbahnen, schneller als er bei gleichen Verhältnissen durch die Verbindungsbahnen der Spreite möglich ist. Doch zeigt sich auch bei einem vorhandenen Druckgefälle eine schnellere Wirksamkeit der direkten Leitungsbahnen gegenüber der Wirksamkeit der Verbindungsbahnen.

9. Typus. Acantopanax spinosum Miq.

Kurze Charakteristik des Typus: 5bündelige Blattspur; nur eine durch Bündelverbindungen charakterisierte Zone in der Spreitenbasis; ringförmige, allseitig kräftig geschlossene Bündelverbindung; Durchkreuzungen.

Anatomische Untersuchung.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blattspreite von *Acantopanax* ist 5 schnittig; jedes Teilblättchen ist von einem Primärnerven durchzogen, der auf beiden Seiten einige Sekundärnerven entsendet, die sich gegen den Rand des Teilblättchens zu bogig an einander anlegen. Außerdem verläuft im äußersten linken und rechten Teilblättchen neben dem Hauptprimärnerven nach außen noch je ein kleiner Primärnerv. Häufig kommt es vor, daß dieser kleine Primärnerv den Mediannerven eines selbständigen kleinen Teilblättchens bildet, sodaß deren 6 oder sogar 7 vorhanden sind. Auch Verwachsungen zweier Teilblättchen können vorkommen.

Anschluß an die Achse; Blattstiel. Die Achse von *Acantopanax spinosum* besitzt einen Holzkörper, der im Querschnitt aus einzelnen durch Parenchym getrennten Tracheengruppen besteht, von denen jede anscheinend ein Blattspurbündel darstellt. 5 dieser Gruppen lösen sich heraus und treten durch die Basis des Dorns, in dessen Achse das Blatt sitzt, in den Blattgrund ein. Die beiden seitlichen Bündel der Blattspur teilen sich sofort, sodaß nunmehr 7 Leitbündel im Blattstiel vorhanden sind. Doch bleiben diese beiden Teilbündel sehr nahe bei einander, sodaß z. B. Viguier (1906, S. 36) von nur 5 Leitbündeln im Blattstiel spricht. Auch aus Tab. IV Kap. IV ersieht man, daß in dem betreffenden Blattstiel von *Acantopanax*, dem die Zählung entnommen ist, unten diese beiden Teilbündel getrennt vorhanden sind, sich nach der Mitte der Blattstiels zu vereinigen und sich oben im Blattstiel wieder von einander trennen.

Die 7 Leitbündel des Blattstiels sind zu einer stark gekrümmten, nach innen etwas eingebogenen Bündelrinne angeordnet. Im ganzen Blattstiel kommen keine Bündelverbindungen vor. Der Tracheenteil des Leitbündels besteht aus einem einzigen von zahlreichen Tracheen gebildeten Tracheenzug; der Siebteil ist zu 3—4 größeren Strängen angeordnet; über ihm liegt eine starke Sklerenchymrinne; dem Tracheenteil liegt collenchymatisch verdicktes Parenchym auf, an das sich ein schwacher Sklerenchym-

strang anschließt. Eine besonders ausgebildete Scheide ist nicht vorhanden. Nach oben zu im Blattstiel wird das Sklerenchym allmählich reduziert.

Genaue Beschreibung des Leitbündelverlaufs beim Uebergang vom Blattstiel in die 5 Teilblättchen (Hierzu Taf. IV, Fig. 18). Zur Untersuchung dieser Stelle wurde ein 3,1 mm großes Stück durch Mikrotomserienschnitte in 310 Schnitte zu je 10 μ zerlegt. Fig. 18 zeigt die Rekonstruktion des Leitbündelverlaufs in dieser Schnittserie. Die Leitbündel des Blattstiels sind im unteren Querschnitt von links nach rechts mit den Buchstaben a—g bezeichnet, die 5 Teilblättchen von links nach rechts im oberen Querschnitt mit den Ziffern I—V, die gleichzeitig auch den betreffenden Primärnerven und dessen Leitbündel bezeichnen sollen. Das Leitbündel eines jeden Primärnerven besteht im Querschnitt aus 3 deutlich unterscheidbaren Tracheengruppen, die im oberen Querschnitt durch die Teilstriche angedeutet sind. Linke und rechte Seite sehen in ihrem Leitbündelverlauf sehr verschieden aus und zeigen auch einige wirkliche Verschiedenheiten, die nicht nur darauf beruhen, daß die Teilungen und Vereinigungen auf ungleicher Höhe stattfinden.

Das mediane Blattstielbündel d teilt sich zunächst bei 1 und 2 in 3 Teilstücke, 2 kleine seitliche (d' und d'') und ein größeres mittleres d. Dieses mittlere Teilstück d tritt, ohne weiter zu einem anderen Bündel in irgend eine Beziehung zu treten, als Mittelgruppe des Nervenbündels III in dieses Teilblättchen ein.

Linke Seite: Das vom medianen Blattstielbündel d bei 1 (= 280 μ) nach links abgegebene Teilstück d' vereinigt sich bei 6 (= 460 μ) mit c''''. Dieses c'''' wird bei 3 (= 60 μ) von Blattstielbündel c abgezweigt. An dieser Stelle hat sich dieses Blattstielbündel c in 4 Teilstücke gespalten, c', c'', c''', c''''. Die vereinigten c'''' + d' vereinigen sich weiter bei 7 (= 600 μ) mit dem dritten bei 3 von Blattstielbündel c abgegebenen Teilstück c''' und diese 3 Teilstücke d' + c''' + c'''' treten dann als linke Tracheengruppe des Nervenbündels III in dieses Teilblättchen ein. Das erste von Blattstielbündel c bei 3 abgegebene Teilstück c' tritt, ohne zu irgend einem anderen Bündel weiter in Beziehung zu treten, als Mittelgruppe des Nervenbündels II in dieses Teilblättchen ein. Zu verfolgen ist nun noch das zweite von Blattstielbündel c bei 2 abgegebene Teilstücke c''. Dieses tritt bei 8 (= 260 μ) an ein von Blattstielbündel b bei 4 (= 60 μ) abgegebenes Teilstück b'''. Die bei 8 vereinigten c'' + b''' trennen sich wieder bei 9 (= 400 μ), während gleichzeitig zu c'' ein von Blattstielbündel a bei 10 (= 380 μ) abgegebenes Teilstück a''' tritt. Beide, a''' + c'', treten dann als rechte Gruppe des Nervenbündels II in dieses Teilblättchen ein. Das sich bei 9 von c'' lostrennende b''' tritt wieder bei 11 (= 540 μ) an ein von Blattstielbündel a bei 13 (= 260 μ) abgegebenes Teilstück a'', trennt sich aber sofort wieder los und vereinigt sich bei 12 (= 560 μ) mit einem zweiten von Blattstielbündel b bei 4 abgespaltenen Teilstück b''. Die so vereinigten b'' + b''' treten als linke Gruppe des Nervenbündels II in dieses Teilblättchen ein. Es ist nun noch die Herkunft des Nervenbündels I in dem Teilblättchen I zu besprechen. Das bei 13 von Blattstielbündel a abgegebene Teilstück a'', das dann weiter bei 11 mit b''' kurz in Verbindung tritt, läuft von da aus direkt als rechte Gruppe des Nervenbündels I in dieses Teilblättchen. Die Mittelgruppe dieses Nervenbündels I kommt von einem bei 4 von Blattstielbündel b abgespaltenen dritten Teilstück b', das von dort aus unmittelbar, ohne in weitere Beziehung zu irgend einem weiteren Bündel zu treten, an seine endgültige Stelle tritt. Die linke Gruppe des Nervenbündels I stammt von einem von Blattstielbündel a bei 5 (= 60 μ) abgespaltenen Teilstück a', das ebenfalls unmittelbar an seine endgültige Stelle tritt.

Rechte Seite: Das kleinere von Blattstielbündel d bei 2 (= 420 μ) nach rechts abgegebene Teilstück d'' vereinigt sich bei 7' (= 600 μ) mit einem von Blattstielbündel e bei 3' (= 260 μ) abgegebenen Teilstück e' und tritt zusammen mit diesem als rechte Gruppe des Nervenbündels III in dieses Teilblättchen ein. Das Blattstielbündel e hat sich bei 3' (= 260 μ) in 3 Teilstücke gespalten e', e'', e'''. e' haben wir soeben verfolgt. e'' tritt direkt ohne weitere Beziehungen zu irgend einem anderen Bündel als Mittelgruppe des Nervenbündels IV in dieses Teilblättchen ein. Das dritte von Blattstielbündel e bei 3' abgegebene Teilstück e''' vereinigt sich bei 8' (= 300 μ) mit der linken Hälfte f' des Blattstielbündels f, das sich bei 4' (= 260 μ) in 2 Hälften gespalten hat (f' und f''). Die Vereinigung von e''' + f' dauert bis 9' (= 350 μ). Hier trennen beide Teilstücke sich wieder. e''' tritt als rechte Gruppe des Nervenbündels IV in dieses Teilblättchen ein, f' als linke Gruppe des Nervenbündels V in dieses Teilblättchen. Die zweite Hälfte f'' des Blattstielbündels f, das sich bei 4' in die beiden Hälften f' und f'' gespalten hat, tritt unmittelbar als Mittelgruppe des Nervenbündels V in dieses Teilblättchen ein. Die rechte Gruppe dieses Nervenbündels V kommt als Teilstück von Blattstielbündel g, das dieses Teilstück g' bei 5' (240 μ) abgibt. Zu erwähnen ist nur mehr die linke Gruppe des Nervenbündels IV; sie kommt als Teilstück aus dem Blattstielbündel g und bildet den Rest dieses Blattstielbündels, nachdem dieses das eben erwähnte Teilstück g' bei 5' abgegeben hat.

Durch eine starke vom linken seitlichen Blattstielbündel a zum rechten seitlichen Blattstielbündel g hinüberreichende Bündelbrücke ist, wie schon oben hervorgehoben, ein rings geschlossener Verbindungsring hergestellt. In Fig. 18 ist diese Verbindung zwischen den beiden seitlichen Blattstielbündeln a und g durch die kräftige Verbindungslinie zwischen 14 und 15 angedeutet. Diese Verbindung ist bei *Acantopanax* in ganz charakteristischer Weise als Bündelbrücke ausgebildet; nachdem das linke seitliche Blattstielbündel a das letzte Teilstück a''' bei 10 abgegeben hat, sieht man eine Anzahl Tracheen noch weiter nach der Mitte des Querschnitts hin verlaufen. An sie setzen sich von rechts allmählich in die Mitte rückend die Tracheen des rechten seitlichen Blattstielbündels g an; an dieser Stelle liegen die Tracheen längs im Querschnitt. Alles was weiter oben von diesen vereinigten Tracheen noch weiter verläuft, sind die wenigen Tracheen, die die linke Gruppe des Nervenbündels IV bilden; ihre Anzahl ist viel geringer als die in der erwähnten Verbindung vorhandene Tracheenanzahl. Man sieht also hier deutlich, wie der Zusammenhang zwischen den beiden seitlichen Blattstielbündeln a und g durch eine gut ausgebildete Bündelbrücke hergestellt ist. Auch an anderer Stelle konnte ich das Auftreten einer Bündelbrücke deutlich beobachten. An der mit 8' bezeichneten Stelle in der rechten Seite von Fig. 18 treten zwischen den beiden hier zusammentretenden Teilstücken e''' und f'

vor ihrer Vereinigung einige blind endende Tracheen auf, die also in deutlich erkennbarer Weise als Bündelbrücke einen Zusammenhang zwischen den beiden zusammentretenden Bündel-Teilstücken herstellen.

Betrachten wir jetzt vergleichend die Vorgänge des Leitbündelverlaufs auf der linken und rechten Seite, wie sie im Vorhergehenden geschildert wurden: Zunächst läßt sich feststellen, daß eine Anzahl Teilstücke der Blattstielbündel aus diesen unmittelbar, ohne vorher in irgend eine Beziehung zu einem andern Bündel zu treten, in die Teilblättchen eintreten. Es sind dies sämtliche Mittelgruppen der Nervenbündel und die beiden äußersten Gruppen der beiden äußersten Nervenbündel I und V, also im ganzen 7 Teilstücke. Sie stammen, in regelmäßiger Reihenfolge von links nach rechts, aus den 7 Leitbündeln des Blattstiels. Alle übrigen Bündelzweige treten mehr oder weniger in Beziehung zu anderen Bündelzweigen, was unmittelbar aus der Betrachtung von Fig. 18 zu ersehen ist.

Eine bedeutende Verschiedenheit der rechten Seite von der linken besteht erstens in der Herkunft der linken Gruppe des Nervenbündels IV, die von Blattstielbündel g stammt, während auf der linken Seite die entsprechende rechte Gruppe des Nervenbündels II auch Tracheen des Blattstielbündels c neben solchen von a enthält. Zweitens besteht die linke Gruppe des Nervenbündels II aus Tracheen des Blattstielbündels b, die entsprechende rechte Gruppe des Nervenbündels IV aber aus Tracheen des Blattstielbündels e. Drittens besteht die rechte Gruppe des Nervenbündels I aus Tracheen des Blatsstielbündels a, die entsprechende linke Gruppe des Nervenbündels V aus Tracheen des Blattstielbündels f. Außer diesen 3 Verschiedenheiten verhalten sich die beiden Seiten ganz ähnlich.

Noch zu erwähnen ist, daß der Zusammenhang zwischen den einzelnen Leitbündeln ringsum geschlossen ist, indem stets 2 benachbarte Leitbündel auf irgend einer Höhe zusammenhängen, wie aus Betrachtung von Fig. 18 ohne weiteres hervorgeht. Der Zusammenhang zwischen Blattstielbündel g und f ist in diesem Falle allerdings erst innerhalb des Bündels des Blattnerven V bezw. bei ihrer Vereinigung unten im Blattstiel vorhanden.

Zusammenfassung der genauen Untersuchung des Leitbündelverlaufs beim Uebergang von Blattstiel in die Teilblättchen. Fassen wir das Ergebnis der genauen Untersuchung kurz zusammen: Das Leitbündel der Primärnerven von *Acantopanax* besteht aus je 3 Tracheengruppen. Die Mittelgruppen sämtlicher 5 Nervenbündel leiten sich direkt aus den Blattstielbündeln her und treten in keine Beziehung zu einem anderen Bündelzweig. Ebenso verhalten sich die beiden äußeren Gruppen des linken und rechten äußeren Teilblättchens (im Teilblättchen I, die linke, in Teilblättchen V die rechte der 3 Tracheengruppen), also 7 der 15 Tracheengruppen, die die Bündel der 5 Primärnerven zusammensetzen. Die übrigen Tracheengruppen der Nervenbündel leiten sich nicht unmittelbar aus einem Blattstielbündel her; sie entstehen entweder durch Verschmelzung von 2 Teilstücken zweier verschiedener Blattstielbündel, oder stehen doch wenigstens eine bestimmte Strecke lang mit einem Teilstück eines anderen Blattstielbündels in Zusammenhang. Die sich direkt aus den Blattstielbündeln herleitenden Mittelgruppen der 5 Nervenbündel samt den beiden erwähnten äußeren Gruppen der Nervenbündel I und V (im Ganzen also 7 Bündelteile) überkreuzen sich nicht, sie stammen in ganz regelmäßiger Reihenfolge von links nach rechts von den 7 Blattstielbündeln a—g her. Durchkreuzungen zeigen erst die anderen seitlichen Gruppen der Nervenbündel.

Physiologische Untersuchung.

Saugversuche: Die Saugversuche ergaben für *Acantopanax* bei Oeffnung bestimmter Blattstielbündel kein allgemeines Resultat; d. h. es konnte keine bestimmte durch die Eosinfärbung erkennbare Felderteilung festgestellt werden, die für alle untersuchten Blätter konstant war.

Wie bei der anatomischen Untersuchung erwähnt wurde, leiten sich die Mittelgruppen der Primärnervenbündel direkt aus den Blattstielbündeln her. Gerade diese direkten Wasserbahnen zeigten sich bei den Saugversuchen immer ganz konstant. Wenn wir also irgend ein Blattstielbündel für Eosin öffnen, so rötet sich in jedem Falle die obere Hälfte des Teilblättchens, in welches das betreffende Blattstielbündel ein Teilstück als Mittelgruppe des Nervenbündels schickt. (Infolge der Abgabe der Seitennerven von den Flanken des Primärnervenbündels versorgt die Mitte dieses Primärnervenbündels den oberen Teil des Teilblättchens). Keine konstanten Resultate ergaben sich dagegen bei der Versorgung der unteren Partien der Teilblättchen, die von Teilstücken der Blattstielbündel versorgt werden, welche vor ihrem Eintritt in das Teilblättchen in wechselseitigen Zusammenhang getreten waren. So erhielt ich z. B. in einem Falle, in dem genau wie bei dem weiter unten beschriebenen Versuch 1 die beiden rechten seitlichen Blattstielbündel geöffnet waren, keine Rötung des linken unteren Teiles in Teilblättchen IV, sondern des rechten unteren Teiles. Darnach ist also der Leitbündelverlauf bei verschiedenen Blättern verschieden von dem, den das in Fig. 18 abgebildete Blatt zeigt. Die Ursache

dieses ungleichartigen Leitbündelverlaufs verschiedener Blätter mag ebenso wie der ungleichartige Leitbündelverlauf in den beiden Seiten ein und desselben Blattes von lokalen entwicklungsgeschichtlichen Ursachen abhängen.

Unter den etwa 30 von mir ausgeführten Versuchen habe ich nur 3 Fälle gefunden, in denen der Leitbündelverlauf mit dem Leitbündelverlauf des der Fig. 18 zu Grunde liegenden Blattes übereinstimmt. Fig. 19 zeigt diese 3 Fälle.

I. Versuch. Taf. IV, Fig. 19a. Für Eosin geöffnet waren die beiden rechten seitlichen Blattstielbündel f und g. Teilblättchen 5 war ganz gerötet, unten links allerdings etwas schwächer. In Teilblättchen 4 war der linke untere Teil stark gerötet, die übrigen Partien ganz schwach, ebenso waren Teilblättchen II und III ganz schwach gerötet. In Teilblättchen IV sieht man durch die starke Färbung des linken unteren Teiles sehr deutlich den Anteil des äußersten rechten Blattstielbündels g an der Zusammensetzung des Nervenbündels IV hervortreten: er bildet in Fig. 18 die linke Gruppe dieses Nervenbündels IV und wird bei 15 von Blattstielbündel g als das Teilstück a″ abgegeben.

II. Versuch. Taf. IV, Fig. 19b. Für Eosin waren Blattstielbündel d und e geöffnet. Gerötet hatten sich sehr stark die obere Hälfte des Teilblättchens III, die untere Hälfte ganz schwach. In Teilblättchen IV hatte sich die obere Hälfte sehr stark gerötet. In Teilblättchen V hatte sich der linke untere Teil schwach gefärbt. Deutlich sieht man die Versorgung durch die direkt aus den Blattstielbündeln d und e stammenden Mittelgruppen der Nervenbündel III und IV hervortreten.

III. Versuch. Taf. IV, Fig. 19c. Geöffnet waren die Blattstielbündel a, b, c und g. Links vom Mediannerven III hatte sich die ganze Spreite mit Ausnahme des linken oberen Teiles von Teilblättchen III stark gerötet. Auf der rechten Seite hatten sich stark gerötet der rechte untere Teil von V, ein kleines Stück in der Basis des Teilblättchens IV auf beiden Seiten des Primärnervens. Alle übrigen nicht stark geröteten Partien der Spreite zeigten sich ganz schwach gefärbt. Der Anteil, den Blattstielbündel g an der Versorgung des Teilblättchens V hat, tritt in dessen rechten unteren Teile deutlich hervor.

Bei diesen Versuchen muß es auffallen, daß z. B. bei Versuch I, obgleich nur die beiden seitlichsten Blattstielbündel der rechten Seite für Eosin geöffnet waren, doch z. B. das auf der linken Spreitenseite liegende Teilblättchen II sich schwach gerötet zeigte, obwohl man unter keinen Umständen annehmen kann, daß direkte Leitungsbahnen von dieser Blattstielseite auf die entgegengesetzte Spreitenseite gelangt sind, was man auch daraus ersehen kann, daß sich die Färbung im Teilblättchen II nicht lokalisiert zeigte, sondern gleichmäßig schwach über die ganze Fläche verteilt war. Ueber die wahrscheinliche Ursache sei auf Kap. VI verwiesen.

Bei der Ungleichartigkeit des Leitbündelverlaufs in verschiedenen Blättern von *Acantopanax*, wie er in der Verschiedenartigkeit der physiologischen Versuche bemerkbar wird, ist vielleicht noch ein Umstand in Betracht zu ziehen; nämlich die mögliche teilweise Verstopfung der Tracheen beim Anschneiden durch Sekret; doch vergleiche man hierüber das in Kap. III bei Besprechung von *Cryptotaenia* Gesagte.

Kapitel III.

Zusammenfassung der anatomischen Untersuchungen.

Vergleich der untersuchten handnervigen Blätter. Die von mir untersuchten handnervigen Blätter lassen sich gerade so wie die von Gerresheim untersuchten Fiederblätter in 2 große Gruppen sondern. Die erste Gruppe ist ausgezeichnet durch Bündelverbindungen auf jeder Höhe des Blattstiels vom Blattgrund bis aufwärts zur Spreitenbasis. Es gehören hierher: *Plantago*, *Piper*, *Majanthemum*, *Doronicum*, *Alliaria*, *Helleborus* und viele andere Ranunculaceen, *Saxifraga*, *Liquidambar*. Die andere der beiden Gruppen hat Bündelverbindungen nur auf gewissen, bestimmt charakterisierten Zonen des Blattstiels. Diese Gruppe können wir wieder in 2 Untergruppen gliedern: die eine hat 2 durch Bündelverbindungen ausgezeichnete Zonen, eine untere im, bezw. unmittelbar oberhalb des Blattgrundes, und eine obere in der Basis der Blattspreite. Hierher gehören: *Potentilla*, *Waldsteinia*, Malvaceen, Geraniaceen, Cucurbitaceen, Convolvulaceen, *Trifolium*. Die zweite Untergruppe hat nur eine einzige durch Bündelverbindungen ausgezeichnete Zone und zwar in der Spreitenbasis. Hierher gehören: *Menispermum*, *Astrantia*, *Sanicula*, andere typisch handnervige Umbelliferen, *Alchemilla*, *Acantopanax* und andere Araliaceen. Gehen wir nun über zum Vergleich der untersuchten Blätter.

Bündelverbindungen auf jeder Höhe des Blattstiels: Den einfachsten Fall repräsentieren *Plantago* (und *Majanthemum*). Die Leitbündel, die aus der Achse in den Blattstiel eintreten, durchziehen parallel den ganzen Blattstiel; sie stehen nur ganz wenig durch äußerst schwache Verbindungen mit einander im Zusammenhang. Auch in der Spreitenbasis ändert sich dieses Bild nicht und erst in der Spreite selbst treten, wenigstens bei *Plantago*, stärkere Verbindungzweige auf. Etwas ähnlichen Leitbündelverlauf zeigen *Doronicum* und *Alliaria* doch finden sich bei diesen beiden Pflanzen ziemlich starke Verbindungen zwischen den Leitbündeln des Blattstiels. Die Stärke der Leitbündel bleibt im Blattstiel ziemlich gleich (Siehe Kap. IV, Tab. II). Auch viele Ranunculaceen haben ähnlichen Leitbündelverlauf, z. B. *Aconitum*. Anders liegen die Verhältnisse bei *Helleborus*. Die zahlreichen bei dieser Pflanze vorkommenden Bündelverbindungen sind alle nach dem Blattstielbündel zu orientiert; die seitlichen Blattstielbündel geben fortwährend Tracheenstränge an das benachbarte Blattstielbündel in der Richtung auf das mediane Blattstielbündel zu ab, die beiden dem medianen benachbarten Bündel geben diesen wiederum zahlreiche Tracheenstränge ab, sodaß oben im Blattstiel das mediane Leitbündel die Hauptmasse aller Tracheenstränge des Blattstiels in sich vereinigt hat: es hat an Größe bedeutend zugenommen, während die seitlichen Blattstielbündel an Größe abgenommen haben. Diese Vereinigung fast sämtlicher Tracheenstränge in einem einzigen Leitbündel ist bei *Saxifraga* im ganzen Blattstiel vorhanden. Die Tracheenstränge eines Blattes von *Saxifraga* treten schon zu einem einzigen Rinnenbündel vereinigt in den Blattgrund ein und trennen sich erst in der Spreitenbasis wieder, wo sie sich in die Nervenbündel der Spreite teilen. In ähnlicher Weise sind bei *Liquidambar* sämtliche Tracheenstränge im Blattstiel zu einem einzigen Leitungssystem vereinigt, das aber hier nicht wie bei *Saxifraga* als einseitig offenes Rinnenbündel ausgebildet ist, sondern ein in sich völlig geschlossenes Bündelrohr darstellt.

Bündelverbindungen lokalisiert; 2 Bündelverbindungszonen: Von den Convolvulaceen soll nur die Tatsache erwähnt werden, daß die Bündelverbindungen auf die beiden Zonen im Blattgrund und in der Spreitenbasis lokalisiert sind; genauer wurden sie nicht untersucht. Hierher gehören ferner Cucurbitaceen, Geraniaceen, Malvaceen, *Trifolium*. Den 3 ersteren ist gemeinsam eine 3bündelige Blattspur, deren Bündel sich dergestalt in die Leitbündel des Blattstiels teilen, daß das mediane Blattspurbündel teil hat an der Zusammensetzung aller Blattstielbündel, während die seitlichen Blattspurbündel nur an der Zusammensetzung der Blattstielbündel ihrer betreffenden Seite beteiligt sind. Bei den Cucurbitaceen *(Thladianta)* sind die Blattstielbündel zu einer Bündelrinne angeordnet; die beiden seitlichsten Blattstielbündel stehen nur eine kurze Strecke im Blattgrund durch eine Bündelbrücke im Zusammenhang. Bei Geraniaceen und Malvaceen bilden die Leitbündel des Blattstiels ein Bündelrohr; die beiden seitlichsten Blattstielbündel stehen auf einer längeren Strecke mit einander in Zusammenhang, indem sie in der ganzen Länge des Blattstiels (Malvaceen) oder auf einer größeren Strecke desselben (Geraniaceen) zu einem oberen inversen Mittelbündel vereinigt sind. In der Spreitenbasis finden wir bei *Bryonia* eine bogenförmige Bündelverbindung, bei den Geraniaceen eine geschlossene, ringförmige Bündelverbindung, ebenso bei den Malvaceen, bei den noch sehr zahlreiche in radialer Richtung innerhalb dieser Ringverbindung verlaufende Bündelbrücken vorhanden sind. Andere Cucurbitaceen *(Thladianta, Cucurbita)* ähneln in ihrem Leitbündelverlauf in der Spreitenbasis darin den Malvaceen, daß innerhalb der bogenförmigen Bündelverbindungen Bündelbrücken auftreten, die ebenfalls in radialer Richtung verlaufen. Als letzte Pflanze schließen wir an diese Untergruppe *Trifolium* an. *Trifolium* besitzt unmittelbar oberhalb des Blattgrunds nur eine schwache, bogenförmige Bündelverbindung, die ganz zurücktritt vor der starken geschlossenen Ringverbindung in der Spreitenbasis.

Anhangsweise müssen an diese Untergruppe noch die *Potentilla* Arten und *Waldsteinia geoides* angeschlossen werden. Sie besitzen außer der Bündelverbindungszone in der Spreitenbasis noch Bündelverbindungen unten im Blattstiel, *Potentilla* nur eine, *Waldsteinia* deren 2 auf jeder Seite zwischen den 3 Leitbündeln des Blattstiels.

Bündelverbindungen lokalisiert; nur eine Bündelvbindungszone: *Alchemilla* und *Acantopanax* haben beide eine geschlossene ringförmige Bündelverbindung in der Spreitenbasis. Der Zusammenhang dieser Ringverbindung ist bei *Alchemilla* nur schwach auf der Oberseite entwickelt durch den Zusammenhang zweier kleiner von den beiden seitlichen Blattstielbündeln abgegliederter Teilstücke. Bei *Acantopanax* ist die Ringverbindung allseitig kräftig geschlossen durch eine starke Bündelbrücke, welche die beiden seitlichen Blattstielbündel mit einander verbindet. Aehnlich wie *Acantopanax* ist die Bündelverbindungszone bei *Hedera* und typisch handnervigen Umbelliferenblättern beschaffen *(Astrantia, Sanicula)*. *Acantopanax* ist außerdem ausgezeichnet durch die Unregelmäßigkeit seines Leitbündelverlaufs, der sowohl auf der rechten und linken Seite desselben Blattes ziemliche Verschiedenheiten aufweisen kann, als auch bei verschiedenen Blättern verschieden sein kann.

Uebereinstimmungen und Verschiedenheiten des Leitbündelverlaufs in handnervigen und gefiederten Laubblättern bei verschiedenen Familien der Angiospermen. Innerhalb einer Pflanzenfamilie kann der Leitbündelverlauf im Laubblatt sowohl völlig übereinstimmend sein als auch erhebliche Verschiedenheiten aufweisen; und zwar gilt dies nicht nur für Blätter des einen morphologischen Typus (handnervige oder Fiederblätter), sondern auch für den Vergleich des Leitbündelverlaufs dieser beiden Blatttypen miteinander, sodass sich bei einer solchen Familie, wie bei den Rosaceen (siehe weiter unten), Untergruppen aufstellen lassen, von denen jede sowohl handnervige als auch Fiederblätter enthalten kann.

Bei Beschreibung der einzelnen von mir untersuchten Typen wurde bereits an manchen Stellen darauf hingewiesen, dass innerhalb dieser betreffenden Familie der Leitbündelverlauf im Blattstiel bei den einzelnen Arten und Gattungen völlig übereinstimmend war. Als Beispiel sei daher nochmals auf die Malvaceen (Typus *Napaea*, S. 21) verwiesen. Alle von mir untersuchten und dort aufgezählten Vertreter dieser Familie verhalten sich in dieser Hinsicht vollständig übereinstimmend. Dasselbe gilt z. B. auch für *Oxalis* und *Geranium*, die beide einander in dieser Hinsicht völlig gleichen. Aehnlich ist es innerhalb der Familie der Cucurbitaceen: Wie bei *Bryonia* (Typus 5) erwähnt wurde, besteht zwischen

einigen Vertretern dieser Familie nur ein geringfügiger Unterschied des Leitbündelverlaufs im Blattstiel, indem einige *(Cucurbita, Thladianta)* innerhalb der bogenförmigen Bündelverbindung der Spreitenbasis auch radial verlaufende Bündelverbindungen haben, die anderen *(Bryonia)* fehlen. Es ist jedoch ohne weiteres ersichtlich, daß dies einen nur geringfügigen Unterschied darstellt; vielleicht hängt dieser Umstand von verschieden grosser Inanspruchnahme der Leitungsbahnen ab (siehe Kap. VII). Es wäre ja auch möglich, daß bei Blättern ein und derselben Art ein Unterschied in dieser Beziehung gefunden werden oder experimentell nachgewiesen werden könnte; doch ist mir ein solcher Fall nicht bekannt. Vielleicht erklärt sich so die Verschiedenheit, die zwischen Lotar's und meiner eigenen Beobachtung besteht betreffs der Ausbildung von Bündelverbindungen in der Spreitenbasis von *Bryonia dioica (Bryonia* Typus 5). Man vergleiche hierüber auch *Acantopanax* (Typus 9). Letztere Pflanze zeigt ja unmittelbar einen solchen Fall, in dem sich die Blätter ein und derselben Art in dieser Hinsicht ausserordentlich verschieden zeigen.

Besprechen wir nun weiter je 2 Vertreter der Geraniaceen und der Papiloniaceen und zwar von jeder Familie ein von Gerresheim untersuchtes Fiederblatt und ein von mir untersuchtes handnerviges Blatt.

Geraniaceen: *Geranium-Erodium.* Gemeinschaftlich ist beiden die Bildung eines oberen inversen Mittelbündels aus den beiden seitlichen der ursprünglichen 3 Blattstielbündel; beide haben in jeder Bündelverbindungszone eine geschlossene Ringverbindung, die allerdings bei *Geranium* öfters dadurch verdeckt ist, daß die Bildung des oberen inversen Mittelbündels des Blattstiels durch Vereinigung zweier Teilstücke der beiden seitlichen Blattstielbündel, wodurch der Schluß der Ringverbindung erst erfolgt, öfters erst ziemlich spät im Blattstiel eintritt. Durchkreuzungen der Blattstielbündel, bezw. Blattspurbündel kommen bei beiden vor, bei *Geranium* im Blattgrund, bei *Erodium* erst in den Spindelknoten. Zu beiden gehört noch *Oxalis* (siehe oben), sodaß also 3 Vertreter der Reihe der Geraniales übereinstimmenden Leitbündelverlauf in den Blattstielen zeigen.

Papiloniaceen: *Trifolium-Vicia.* Durchkreuzungen der Blattstielbündel kommen bei beiden vor; die Bündelverbindungen in den Bündelverbindungszonen bilden bei beiden eine geschlossene Ringverbindung, abgesehen von der ganz schwachen, bedeutungslosen Bündelverbindung im Blattgrund von *Trifolium.*

Der Leitbündelverlauf in den Laubblättern der eben betrachteten Familien (Malvaceen, Cucurbitaceen, Geraniales, Papiloniaceen) zeigt sich also sehr übereinstimmend; dasselbe ist der Fall bei den weiter unten zu besprechenden Umbelliferen. Wenn wir dagegen die Familie der Rosaceen betrachten, so finden wir, daß sie sich nach dem Leitbündelverlauf der von Gerresheim untersuchten Fiederblätter und der von mir untersuchten handnervigen Blätter in 2 Gruppen sondern lassen, wie aus nachfolgendem Beispiel ersichtlich ist.

Rosaceen: *Alchemilla-Sorbus, Potentilla-Agrimonia.* Auf die Verschiedenheiten zwischen dem handnervigen Blatt von *Alchemilla* und dem Fiederblatt von *Agrimonia* wurde bei der genauen Beschreibung *Alchemilla's* (Typus 8, S. 25) schon eingehend eingegangen. *Alchemilla* und *Sorbus* dagegen zeigen bedeutende Uebereinstimmungen des Leitbündelverlaufs im Blattstiel; *Sorbus* besitzt ein Rinnenbündel in der Blattspindel, das aus Vereinigung der 3 Blattspurbündel entstanden ist. Bei Abgabe einer Blättchenspur nun werden stets Tracheenstränge von der Stelle des Rinnenbündels abgegeben, an der die Vereinigung der 3 ursprünglich getrennten Bündel erfolgt war; es treten demnach in das Fiederblättchen Teile des medianen und des betreffenden seitlichen Blattstielbündels ein, sodaß ein ähnliches Schema des Leitbündelverlaufs entstehen müßte, wie es in Fig. 17, Taf. III für *Alchemilla* dargestellt wurde, wenn man sich die einzelnen Lappen des Blattes von *Alchemilla* getrennt und successive an einer gemeinschaftlichen Spindel sitzend denkt. Dieses Schema des Leitbündelverlaufs von *Alchemilla* zeigt uns den Verlauf der direkten Leitungsbahnen, wie sie in den Versuchen der Anordnung I durch die Eosinfärbung sich deutlich machten. Leider fehlen bei *Sorbus* anscheinend solche bestimmt charakterisierten direkten Leitungsbahnen, die als offene Gefässe von den Leitbündeln der Spindel in die Leitbündel der Fiederblättchen führen, da sich bei den Versuchen der Anordnung I keine bestimmt begrenzten Bezirke heraussonderten, wie es bei *Alchemilla* der Fall ist; das Eosin verteilte

sich bei den Versuchen, die Gerresheim anstellte, überallhin wohl infolge dieses Fehlens von leichter gangbaren Wasserbahnen (Siehe auch Kap. VI, S. 62). Doch auch so ist die Aehnlichkeit zwischen *Alchemilla* und *Sorbus* unverkennbar. Diesen beiden gegenüber stehen das Fiederblatt *Agrimonia* und die handnervigen Blätter der *Potentilla*-Arten. Beide zeigen keine Durchkreuzungen der Blattstielbündel: Bei *Agrimonia* treten erst nach Erschöpfung der seitlichen Leitbündel der Blattspindel Tracheen des medianen Bündels in die Fiederblättchen ein.

Für die Rosaceen ergeben sich also aus dieser Betrachtung 2 Arten des Leitbündelverlaufs, eine Tatsache, die jedenfalls für die systematische Gliederung der Rosaceen wichtig sein kann, wenn der Leitbündelverlauf der übrigen Vertreter dieser Familie genauer bekannt sein wird. Kurz zusammengefaßt ist die Gruppierung folgende:

Durchkreuzungen der 3 Blattstielbündel vorhanden: Handnerviges Blatt von *Alchemilla vulgaris*, Fiederblatt von *Sorbus*.

Durchkreuzungen der 3 Blattstielbündel fehlen: Handnerviges Blatt von *Potentilla*, Fiederblatt von *Agrimonia*.

Uebereinstimmung im Leitbündelverlauf handnerviger und Fiederblätter: Schon aus den vorstehenden Ausführungen können wir schließen, daß der Leitbündelverlauf in handnervigen Blättern keinen prinzipiellen Unterschied von dem Leitbündelverlauf in Fiederblättern zeigt. Es sollen noch einige Worte über die Gleichartigkeit des Leitbündelverlaufs bei diesen beiden Blatttypen gesagt werden; im nächsten Abschnitt dieses Kapitels soll dann noch eingehender darauf eingegangen werden im Anschluß an die Betrachtung des Leitbündelverlaufs bei der Familie der Umbelliferen. Konstant ist bei handnervigen und Fiederblättern stets das Verhalten des unteren medianen Leitbündels des Blattstiels bezw. der Blattspindel. Dieses untere mediane Blattstielbündel bildet stets das Nervenbündel des medianen Spreitennerven bei handnervigen Blättern bezw. das mittlere Blättchenspurbündel des Endblättchens bei Fiederblättern. Entweder ist es allein an der Zusammensetzung dieses Leitbündels beteiligt *(Alchemilla, Agrimonia)* oder es bildet, wenn noch Tracheenstränge der benachbarten seitlichen Blattstielbündel an der Zusammensetzung dieses Leitbündels beteiligt sind *(Acantopanax, Trifolium, Pimpinella)*, das Mittelstück dieses Nervenbündels, d. h. also den Teil, der nach Abgabe der Seitennerven von den Flanken dieses Leitbündels zuletzt zurückbleibt und so stets zuletzt noch die Versorgung der Spitze des betreffenden Spreitenlappens bezw. Fiederblättchens übernimmt. Sehr häufig sendet das untere Blattstielmittelbündel auch noch in andere Spreitenlappen bezw. Fiederblättchen Tracheenstränge als Bestandteile der diese versorgenden Nervenbündel. In diesem Falle aber bildet der vom Blattstielmittelbündel stammende Anteil stets ebenfalls das Mittelstück des betreffenden Nervenbündels, sodaß der von ihm stammende Tracheen-Anteil wiederum die Spitze des betreffenden Spreitenabschnittes bezw. Fiederblättchens versorgt, und zwar, wenn die Versorgung der Spitze nur einseitig ist, so ist es stets die dem Mittellappen zugekehrte Seite, die vom Anteil des Blattstielmittelbündels versorgt wird (siehe hierüber *Erodium*, *Pimpinella* bei Gerresheim; *Alchemilla*, *Trifolium* in vorliegender Arbeit).

Aus dieser Tatsache ergibt sich unmittelbar eine zweite: Wenn Durchkreuzungen vorkommen, so bilden die sich überkreuzenden Tracheenstränge nie die Mittelstücke der Blattnervenbündel, sondern nur die Flanken; physiologisch ausgedrückt zeigen nie diejenigen Tracheenstränge Ueberkreuzungen, die die Spitzen der Spreitenlappen bezw. der Fiederblättchen versorgen (*Erodium*, *Pimpinella* bei Gerresheim; *Alchemilla*). Besonders deutlich zeigt sich diese Tatsache bei *Acantopanax*, wo sie auch eingehender besprochen wurde (S. 36). Auch der Gang der Entwicklung der Leitungsbahnen bei Blättern, die Bündeldurchkreuzungen haben, entspricht der eben geschilderten Anordnung der sich nicht überkreuzenden Tracheenstränge, die also die Spitzen der Spreitenlappen bezw. der Fiederblättchen versorgen. (Man vergleiche hierüber Kap. V, S. 58).

Uebergangsstufen vom Leitbündelverlauf eines Fiederblattes zu dem eines handnervigen Blattes bei der Familie der Umbelliferen. Wie schon kurz vorher erwähnt, sollen in diesem Abschnitt einige Blätter der Umbelliferen betrachtet werden, die uns deutlich

eine ganz allmähliche Abstufung vom Leitbündelverlauf eines Fiederblattes bis zu dem eines handnervigen Blattes zeigen. Die Blattformen der Umbelliferen sind ja überaus variabel. Gerresheim hat bei *Pimpinella* (1912 S. 30) erwähnt, daß bei einem gestielten Fiederblättchen noch eine Bündelverbindungszone im Blättchengrund zwischen den in das Blättchen eintretenden Blättchenspurbündeln vorhanden ist, bevor sie endgültig in das Blättchen divergieren. Aehnliches findet sich, und zwar außerordentlich häufig, bei *Aegopodium Podagraria*; in einem Falle konnte ich etwa 15, in einem anderen nur 3 Bündelverbindungszonen in einem einzigen Blatte konstatieren. Besonders zeigen die Jugendformen (Bitter 1897) vieler Umbelliferenblätter die Ausbildung nur einer einzigen Bündelverbindungszone in der Spreitenbasis des einheitlichen Blattes (z. B. auch *Sium Sisarum*), also ein typisches handnerviges Blatt von genau dem für *Alchemilla vulgaris* beschriebenen Typus, während bei den späteren Blättern in mehr oder weniger hohem Maße der Leitbündelverlauf dem eines Fiederblattes ähnlich wird. Wir finden also bei ein und derselben Art alle Abstufungen im Leitbündelverlauf vom typischen Fiederblatt bis zum typischen handnervigen Blatt. Die im Folgenden beschriebenen Fälle sind verschiedenen Arten entnommen; sie sind ganz wahllos herausgegriffen. *Cryptotaenia* wurde genauer untersucht, wobei sich erst herausstellte, daß es sich hier nicht um ein typisches handnerviges Blatt handelt, sondern um ein Blatt, das in seinem Leitbündelverlauf den Fiederblättern näher steht. Als typisches Fiederblatt diene das von Gerresheim (Typus 6 S. 28ff.) beschriebene Blatt von *Pimpinella*, es folgen in der richtigen Abstufung *Cryptotaenia canadensis, Ammi majus, Carum Petroselinum.* Als typisch handnerviges Blatt diene das Jugendblatt von *Sium Sisarum* oder auch *Astrantia major. Astrantia* gleicht in ihrem Leitbündelverlauf völlig *Alchemilla vulgaris* (Typus 8), nur sind die Blattstielbündel zahlreicher; denkt man sich die zahlreichen Leitbündel des Blattstiels auf 3 Bündel konzentriert, so würde man ein ganz ähnliches Bild des Leitbündelsverlaufs erhalten, wie es für *Alchemilla* beschrieben wurde. Zu erwähnen sei noch, daß die 3 ausgewählten Fälle von *Cryptotaenia, Ammi, Carum* 3zählige Blätter sind, worüber man weiter unten (S. 45) vergleichen möge.

Cryptotaenia canadensis.

Kurze Charakteristik des Typus: 7bündelige Blattspur; Bündelverbindungen im Knoten der 3 Teilblättchen und in jedem Blättchengrund.

Cryptotaenia schließt sich in seinem Leitbündelverlauf unmittelbar an den Typus *Pimpinella* bei Gerresheim an.

Anatomische Untersuchung.

Aeussere Morphologie des Blattes. Das Blatt von *Cryptotaenia* ist 3schnittig; jedes der 3 Teilblättchen zeigt wiederum handnervigen Bündelverlauf. In das mittlere Teilblättchen tritt eine 3bündelige Blättchenspur ein, ein starkes Medianbündel und 2 schwache seitliche Bündel. In jedes der beiden seitlichen Teilblättchen tritt eine 4bündelige Blättchenspur ein, 2 starke Bündel und 2 schwache; die Anordnung zeigt der obere Querschnitt von Fig. 20. Innerhalb des Blättchengrundes der einzelnen Teilblättchen findet sich noch je eine Bündelverbindungszone zwischen den Leitbündeln der Blättchenspur.

Der Blattstiel. Aus der Achse treten 7 Leitbündel in den Blattgrund ein, die parallel den Blattstiel durchlaufen, ohne Bündelverbindungen untereinander. Das Leitbündel ist ein lockeres Zugbündel von ganz demselben Bau, wie ihn Gerresheim für *Pimpinella* eingehend beschrieben hat.

Genaue Untersuchung des Leitbündelverlaufs in der Knotenstelle. (Hierzu Taf. IV Fig. 20) Zur Untersuchung dieser Stelle wurde ein 3,5 mm großes Stück in 350 Mikrotomserienschnitte zu je 10 μ zerlegt. Die Rekonstruktion des Leitbündelverlaufs zeigt Fig. 20, die nach den letzten 152 Schnitten der Serie angefertigt wurde. Die Leitbündel des Blattstiels sind im unteren Querschnitt von links nach rechts mit den Buchstaben a—f bezeichnet. f ist aus der Vereinigung der beiden seitlichsten Blattstielbündel entstanden. Im oberen Querschnitt sind die 3 Teilblättchen von links nach rechts mit den Ziffern I—III bezeichnet, die Bündel der Blättchenspuren von links nach rechts mit den Ziffern 1—11.

Bei α (= 250 μ) beginnt das mediane Blattstielbündel c sich in 3 Teilstücke zu spalten (c', c und c''), das mittlere Teilstück c tritt, ohne weiter zu einem anderen Bündel in Beziehung zu treten, als mittleres Leitbündel der Blättchenspur (6) des mittleren Teilblättchens II in dieses ein.

Linke Seite: Das vom Blattstielbündel c bei α nach links abgegebene Teilstück c' tritt bei β (= 340 μ) an das benachbarte Blattstielbündel b. In demselben Augenblicke gibt dieses ein kleines Teilstück nach rechts ab, das direkt als linkes Blättchenspurbündel (5) in das mittlere Teilblättchen II eintritt. Die Vereinigung von b und c dauert bis γ (=390 μ). Hier tritt eine 2 Spaltung ein: Das linke Teilstück bildet einen Teil des Blättchenspurbündels 2, das rechte einen Teil des Blättchenspurbündels 3. Der übrige Teil dieser Blättchenspurbündel 2 und 3 stammt aus dem Blattstielbündel a, das sich bei δ (=360 μ) in ein linkes und ein rechtes Teilstück (a' und a'') spaltet. Das linke Teilstück a spaltet sich sofort wieder in 2 Teile, von denen der linke sich bei ε (= 540 μ) mit dem Blüttchenspurbündel 2, der rechte bei ζ (= 520 μ) mit dem Blättchenspurbündel 3 vereinigt. Das rechte von a bei δ abgespaltene Teilstück a'' tritt bei η (= 420 μ) an das Blattstielbündel f, das sich dort gleichzeitig teilt. a'' tritt dann mit dem linken Teile von f als Blättchenspurbündel 1 in das linke Teilblättchen I ein. Es ist noch die Herkunft des Blättchenspurbündels 4 von Teilblättchen I zu erwähnen. Dies setzt sich zusammen aus einem Teilstück von c', das bei ϑ (= 320 μ) abgespalten wird, und aus einem Teilstück von Blattstielbündel b, das während der Vereinigung b + c' von b abgegeben wird. Die Vereinigung dieser beiden Teilstücke erfolgt bei ν (=700μ).

Rechte Seite: Das von Blattstielbündel c bei α (=250 μ) nach rechts abgegebene Teilstück c'' tritt bei β' (= 340 μ) an das benachbarte Blattstielbündel d; diese Vereinigung dauert bis γ' (= 390 μ). Hier tritt eine 2 Spaltung ein; das rechte Teilstück tritt als ein Teil des Blättchenspurbündels 10, das linke Teilstück als ein Teil des Blättchenspurbündels 9 in das rechte Teilblättchen III ein. Der übrige Anteil der Blättchenspurbündel 9 und 10 wird von Tracheen des Blattstielbündels e gebildet, das sich bei δ' (= 390 μ) in die beiden Teilstücke e' und e'' geteilt hat. e'' teilt sich sofort wieder; das rechte Teilstück tritt bei ε' (= 590 μ) an das Blättchenspurbündel 10, das linke Teilstück bei ζ' (= 560 μ) an das Blättchenspurbündel 9. e' vereinigt sich bei η (= 420 μ) mit f und tritt dann mit dessen rechter Hälfte als Blättchenspurbündel 11 in das Teilblättchen III ein. Das Blättchenspurbündel 7 in Teilblättchen II wird von Blattstielbündel d abgegeben in dem Augenblicke, wo dieses sich mit c'' vereinigt. Das Blättchenspurbündel 8 in Teilblättchen III setzt sich zusammen aus einem Teile von Blattstielbündel c, der bei ϑ' (= 320 μ) abgegeben wird, und einem Teile von Blattstielbündel d, der während der Vereinigung d+c'' von d abgegeben wird. Die Vereinigung beider findet bei ν' (= 590 μ) statt.

Zusammenfassung der genauen Untersuchung des Leitbündelverlaufs in der Knotenstelle. Im Knoten von *Cryptotaenia* bilden die Bündelverbindungen einen allseitig geschlossenen Ring, der aber auf der Oberseite ziemlich schwach ausgebildet ist. Durchkreuzungen der Blattstielbündel kommen reichlich vor. Das mediane Blattstielbündel c hat teil an der Zusammensetzung der Blättchenspurbündel 3—9; das mediane Blättchenspurbündel 6 des mittleren Teilblättchens II besteht nur aus Tracheen dieses Blattstielmittelbündels c. Der Rest der übrigen Blättchenspurbündel wird von Tracheen der Leitbündel der betreffenden Seite des Blattstiels gebildet.

Wie bei Besprechung der äußeren Morphologie des Blattes erwähnt wurde, findet sich in der Basis eines jeden Teilblättchens noch eine Bündelverbindungszone. Der weitere Leitbündelverlauf in den 3 Blättchenbasen soll weiter unten besprochen werden.

Physiologische Untersuchung.

Wie die Versorgung der einzelnen Spreitenteile von *Cryptotaenia* durch die Leitbündel des Blattstiels ist, konnte durch physiologische Versuche nicht festgestellt werden. Bei Saugversuchen blieben die Blätter turgescent, aber in der Spreite zeigte sich keine Rötung, wenn ein Blattstielbündel für Eosin geöffnet war; nur einmal beobachtete ich Rötung in den Teilblättchen, aber an solchen Stellen, die unmöglich von der für Eosin geöffneten Wasserbahn versorgt werden konnten. Jedenfalls werden die Leitungsbahnen an der Schnittfläche teilweise durch Sekret verstopft; daraus erklärt sich, daß die Blätter turgescent bleiben, da wohl ein Teil der Bahnen intakt bleibt und zur Versorgung der Spreite ausreicht. Auch die einmal beobachtete ganz anormale Rötung in den Teilblättchen mag ihren Grund in einer solchen teilweisen Verstopfung der Leitungsbahnen haben. Da auch die anatomische Untersuchung nicht dazu ausreicht, die endgültige Lage der Tracheen der Blattstielbündel in den Nervenbündeln der Teilblättchen genau festzustellen, so muß darauf verzichtet werden, ein genaues Bild der Versorgung der einzelnen Partien der Teilblättchen durch die Leitbündel des Blattstiels zu entwerfen.

Leitbündelverlauf in den Teilblättchen von *Cryptotaenia canadensis*, *Ammi majus*, *Carum Petroselinum*. Fig. 21 a—c zeigt den Leitbündelverlauf in den Teilblättchen dieser 3 Pflanzen. Die Blätter sind 3schnittig; der Einfachheit halber wurde nur das mittlere und rechte Teilblättchen gezeichnet; das dem rechten symmetrische linke Teilblättchen wurde weggelassen. Das mittlere Teilblättchen ist mit A, das rechte mit B bezeichnet. Gezeichnet sind ferner nur die direkten Beziehungen der Blättchenspurbündel, das feinere Maschennetz wurde weggelassen. Untersucht wurden die Blätter, nachdem sie mit Chloralhydrat durchsichtig gemacht waren. Die Bezeichnung der Blättchenspurbündel von *Cryptotaenia* ist dieselbe wie in Fig. 20. Entsprechend sind auch die Bezeichnungen bei *Ammi* und *Carum* gewählt.

Cryptotaenia canadensis Taf. IV, Fig. 21 a zeigt den Leitbündelverlauf in den Teilblättchen von *Cryptotaenia canadensis*. In das mittlere Teilbtättchen A tritt eine 3bündelige Blättchenspur ein 5, 6 und 7. Bündel 6 ist ziemlich stark,

die beiden seitlichen 5 und 7 schwach. In das rechte Teilblättchen tritt eine 4bündelige Blättchenspur ein, 2 starke Bündel 9 und 10 und auf jeder Seite je ein schwaches Bündel 8 und 11. (Siehe den oberen Querschnitt von Fig. 20). Die beiden seitlichen Blättchenspurbündel 5 und 7 des mittleren Teilblättchens A spalten sich unmittelbar oberhalb des Knotens in je 2 Zweige, der dem mittleren Blättchenspurbündel 6 jeweils benachbarte Zweig bildet mit diesem bei x eine deutlich hervortretende Bündelverbindung, von der aus dann die Primärnerven des Teilblättchens in die Spreite divergieren. Wie man jedoch sieht, ist auch diese Verbindungszone nicht ganz streng lokalisiert, da vor dem Eintreten der erwähnten Bündelverbindung bereits von den beiden seitlichen Blättchenspurbündeln Teilstücke als Nervenbündel seitlich in die Spreite abgegeben worden sind. Auch zeigt sich die Bündelverbindung nicht als geschlossene Ringverbindung, wie sie in den größeren Verbindungszonen der Umbelliferen, z. B. Knoten von *Pimpinella* und *Cryptotaenia* vorhanden ist (siehe auch Gerresheim Bündelverlauf in der Blättchenbasis von *Pimpinella*). Aehnlich ist der Leitbündelverlauf im rechten Teilblättchen von *Cryptotaenia*. Hier ist zwischen den beiden starken Blättchenspurbündeln 9 und 10 eine deutliche Verbindungszone ausgebildet (bei z). Auch ein Teilstück des Blättchenspurbündels 8 ist an der Bildung dieser Verbindungsstelle beteiligt, während Blättchenspurbündel 11 nur mehr indirekt mit den übrigen Blättchenspurbündeln in Verbindung steht, dadurch, daß es bei z von Bündel 10 ein Teilstück empfängt. Man sieht, wie im rechten Teilblättchen B von *Cryptotaenia* die Zone der Bündelverbindungen noch weiter auseinander gezogen ist, als im mittleren Teilblättchen A.

Ammi majus Taf. IV, Fig. 21 b. In dem 3zähligen Blättchen von *Ammi majus*, das den in Fig. 21 b dargestellten Leitbündelverlauf zeigte, ist in der Basis der Teilblättchen keine deutliche Bündelverbindungszone mehr ausgebildet, wohl sieht man aber noch je 2 benachbarte Blättchenspurbündel deutlich in direkter Beziehung zu einander stehen. In das mittlere Teilblättchen tritt eine 3bündelige Blattspur ein, die aus einem starken mittleren (6) und 2 schwachen seitlichen Bündeln (5 und 7) besteht. An den mit x bezeichneten Stellen vereinigt sich ein Teilstück des kleinen seitlichen Blättchenspurbündels 5 bezw. 7 mit einem größeren bei z vom mittleren Blättchenspurbündel abgegebenen Teilstücke. In ganz ähnlicher Beziehung stehen im seitlichen Teilblättchen B die Blättchenspurbündel zu einander; es treten 5 Leitbündel in dieses ein (8—12). von denen das mittlere 10 ziemlich stark ist, die übrigen sind schwächer. Bündel 8 tritt bei y mit einem Teilstück bei Blättchenspurbündel 9, das zweite Teilstück von 9 bei x mit einem Teilstück des mittleren Bündels 10 zusammen. Auf der rechten Seite tritt Bündel 11 ebenfalls mit einem Teilstück des mittleren Bündels zusammen, doch geschieht die Vereinigung erst sehr spät in der Spreite; sie konnte in vorliegende Skizze nicht mehr mit eingezeichnet werden. Man sieht deutlich alle Blättchenspurbündel innerhalb der Teilblättchen in bestimmten Beziehungen zu einander stehen, indem sich je 2 Teilstücke zweier benachbarten Teilstücke mit einander vereinigen. Der Zusammenhang der Bündel ist nicht mehr so lokalisiert, wie bei *Cryptotaenia*; die Vereinigungsstellen zweier Teilstücke der Blättchenspurbündel sind teilweise, wie beim rechten seitlichen Teilblättchen, weit auseinander gerückt.

Carum Petroselinum Taf. IV, 21 c zeigt den Leitbündelverlauf in den Teilblättchen von *Carum Petroselinum*. Bei dem vorliegenden Blatt von *Carum Petroselinum* ist eine solche direkte Beziehung der Blättchenspurbündel zu einander gar nicht mehr ausgebildet. In jedes Teilblättchen tritt ein starkes mittleres Blättchenspurbündel (6 in das mittlere Teilblättchen A, 9 in das rechte Teilblättchen B) und nur je 2 ganz feine seitliche Blättchenspurbündel (5 und 7 in das mittlere Teilblättchen A, 8 und 10 in das rechte Teilblättchen B) ein, die kaum eine unmittelbare Beziehung zum mittleren Blättchenspurbündel (6 bezw. 9) zeigen, sondern direkt im Maschennetz der Spreite aufgehen; nur an der mit x bezeichneten Stelle des mittleren Teilblättchens A sieht man noch eine ganz schwache Andeutung einer direkten Beziehung zwischen einem seitlichen und dem mittleren Blättchenspurbündel.

Betrachtet man die 3 Skizzen der Fig. 21 zusammengenommen, so sieht man, daß mit dem Schwinden einer gut ausgeprägten Bündelverbindungszone im Teilblättchen das Schwinden eines besonders ausgebildeten Blättchenstieles verbunden ist, also genau wie bei *Pimpinella* (Gerresheim, S. 30); bei *Carum* sind die 3 Teilblättchen schon fast vollständig zusammengerückt.

Zusammenfassung der beschriebenen Abstufungen im Leitbündelverlauf der Umbelliferen. Bei den betrachteten Umbelliferenblättern können wir 5 Abstufungen unterscheiden, die allmählich vom Leitbündelverlauf eines Fiederblattes zu dem eines handnervigen Blattes hinüberleiten.

I. Echtes Fiederblatt: *Pimpinella*. Alle Blattstielleitbündel stehen in jedem der zahlreichen Spindelknoten in Zusammenhang mit einander; auch in der Basis der einzelnen Fiederblättchen findet sich, falls das betreffende Fiederblättchen gestielt ist, eine Bündelverbindungszone zwischen den eintretenden Blättchenspurbündeln. (Siehe die Beschreibung und Abbildungen bei Gerresheim.)

II. *Cryptotaenia canadensis*. Fig. 20 und 21 a. Es ist nur mehr eine einzige Knotenstelle vorhanden, in der sich eine kräftige Bündelverbindung zwischen den Leitbündeln des Blattstiels befindet. Auch in der Basis eines jeden der 3 Teilblättchen ist noch je eine deutlich charakterisierte Bündelverbindungszone zwischen den Leitbündeln der eintretenden Blättchenspur ausgebildet.

III. *Ammi majus*. Fig. 21 b. Es ist eine Knotenstelle vorhanden, in der zwischen den Leitbündeln des Blattstiels eine kräftige Bündelverbindung vorhanden ist. Die Blättchenspurbündel zeigen in jedem Teilblättchen noch deutliche unmittelbare Beziehungen zu einander, doch ist der Zusammenhang zwischen ihnen nicht lokalisiert, sondern auf eine ziemlich große Fläche auseinander gezogen.

IV. *Carum Petroselinum.* Fig. 21c. Es ist eine Knotenstelle vorhanden, in der zwischen den Leitbündeln des Blattstiels eine kräftige Bündelverbindung vorhanden ist. In den Teilblättchen ist nur je ein starkes Mittelbündel und je 2 ganz feine seitliche Bündelchen, die keine direkten Beziehungen zu dem mittleren Bündel zeigen, sondern unmittelbar in das Maschennetz der Spreite übergehen.

V. *Astrantia major.* Fig. 13. Die Beziehungen der Blattstielleitbündel sind vollständig auf die Spreitenbasis lokalisiert; zwischen den dort ausstrahlenden Primärnervenbündel sind keine schwächeren Bündel mehr vorhanden. Die Größe der Nervenbündel nimmt vom Mediannervenbündel seitlich allmählich ab.

Man kann also nach der im vorstehenden gegebenen Schilderung des Leitbündelverlaufs bei Blättern der Umbelliferen, der zahlreiche Uebergänge zeigt, vom Leitbündelverlauf eines Fiederblattes bis zu dem eines handnervigen Blattes keinen durchgreifenden prinzipiellen Unterschied im Leitbündelverlauf dieser beiden Blatttypen feststellen. Wir können demnach das Verhältnis des Leitbündelverlaufs bei Fiederblättern und handnervigen Blättern auf folgende Weise auffassen: Ein handnerviges Blatt verhält sich in seinem Leitbündelverlauf gegenüber dem des Fiederblattes so, daß alle Teilungen und Verbindungen der Blattstielbündel, durch welche die Nervenbündel der Teilblättchen entstehen und die bei den Fiederblättern in einer Reihe aufeinanderfolgender Spindelknoten vor sich gehen, beim handnervigen Blatt auf eine einzige Stelle in der Spreitenbasis concentriert sind. Gleichzeitig sind dabei die Blättchenspurbündel des Fiederblattes ebenfalls concentriert zu einem einzigen Leitbündel entsprechend dem einheitlichen Primärnerven eines Spreitenlappens des handnervigen Blattes. In welcher Richtung bei den betrachteten Umbelliferen phylogenetisch die Entstehung eines Fiederblattes und eines handnervigen Blattes auseinander vor sich gegangen ist, und wie man sie ihrerseits wieder mit dem einfachen Blatt in Beziehung bringen soll, läßt sich durch diese Untersuchungen natürlich nicht entscheiden. Prantl betrachtet im allgemeinen (1883, S. 381) von vergleichendem entwicklungsgeschichtlichem Standpunkte ausgehend das handnervige Blatt als einen Spezialfall des gefiederten, meint damit jedenfalls auch, daß sich phylogenetisch das handnervige aus dem gefiederten Blatt entwickelt habe. Potonié faßt (1912, S. 107) die Entstehung quirlig stehender Blättchen, wie *Oxalis*, *Trifolium* auf als durch Stauchung der Blattstielstücke entstanden und faßt dementsprechend ein anormales gefiedertes Blatt von *Trifolium* als „Atavismus-Erscheinung“ auf, glaubt also damit auch, daß sich phylogenetisch das *Trifolium*-Blatt aus einem Fiederblatt entwickelt habe. Eine endgültige Entscheidung darüber könnte, wenigstens in dem von mir für die Umbelliferen untersuchten Falle, erst ein genügendes paläontologisches Tatsachenmaterial bringen, das uns aber bis jetzt noch nicht vorliegt. Es dürfte also zwecklos sein, an dieser Stelle auf die Frage nach der phylogenetischen Entwickelung der Blattformen auseinander einzugehen.

Doch möchte ich mit Rücksicht auf die Palaeontologie noch auf die Arbeit von Schäffer (1895) hinweisen. Schäffer will das biogenetische Grundgesetz Häckels auch auf die Pflanzen ausdehnen, insofern als die Primärblätter die phylogenetisch älteren Blattformen darstellen sollen. Es ist nun nach seinen Feststellungen wahrscheinlich, daß dies z. B. für Liriodendron zutrifft. Aber es ist natürlich unstatthaft, aus einer solchen Tatsache ein Gesetz abzuleiten, welches für alle Fälle Giltigkeit besitzen soll.*)

Im Anschluß an die Betrachtung des Leitbündelverlaufs der Umbelliferen, wie sie im Vorstehenden gegeben wurde, soll noch kurz auf das Verhältnis des 3zähligen Blattes zum Fiederblatt bezw. handnervigen Blatt eingegangen werden. Wir können ein 3zähliges Blatt betrachten als handnervig 3zählig, wenn der Leitbündelverlauf dem eines handnervigen Blattes entspricht, d. h. wenn nur eine einzige Stelle, und zwar im Knoten der 3 Teilblättchen vorhanden ist, in der die Leitbündel des Blattstiels unmittelbare Beziehung zueinander zeigen; das ist z. B. bei *Trifolium* (Typus 7, 8) der Fall. (Es besitzt dann jedes Teilblättchen nur einen einzigen Primärnerven). Fiedrig 3zählig werden wir ein Blatt dann nennen können, wenn in ein Teilblättchen mehrere Blättchenspurbündel eintreten, die in jedem Teilblättchen wiederum in unmittelbare Beziehungen zu einander treten, wie es bei den oben beschriebenen Blättern von *Cryptotaenia* sehr deutlich, bei *Ammi* weniger deutlich, bei *Carum* nur sehr undeutlich zu erkennen ist. Das fiedrig 3zählige Blatt der Umbelliferen ist eine morphologische Uebergangsform zwischen den beiden Hauptblattformen, Fiederblatt und handnerviges Blatt.

*) Man vergleiche darüber Diels 1906: Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich.

Kapitel IV.

Vermehrung der Tracheen.

Schon Prunet macht (1891. S. 29) Mitteilungen über Veränderungen in der Anzahl der Tracheen, die ein Leitbündel zusammensetzen. So sagt er z. B. von *Vitis vinifera:* „Die Blattspurbündel der Achse beginnen von der Basis oder Mitte ihres Internodiums an, oder sogar schon im vorhergehenden Internodium an Umfang zuzunehmen, die Tracheen werden zahlreicher und kleiner: ein Maximum wird erreicht während ihres Durchlaufs durch die Rinde. Das Umgekehrte tritt dann im Blattstiel ein: die Anzahl der Tracheen vermindert sich vom Blattgrund nach der Mitte zu; die Tracheen werden weiter".

Bouygues hat ähnliches beobachtet (1902). Er gibt an, daß an Stellen, an denen sich kollaterale Leitbündel zu konzentrischen zusammenschließen, z. B. im Blattgrund von *Aesculus Hippocastanum* (S. 105) und von *Alchemilla montana* (S. 85) die Anzahl der Tracheen erhöht werde. Genaueres über die Tracheenvermehrung wird nicht angegeben; er geht auch hauptsächlich von entwickelungsgeschichtlichem Standpunkte aus. Genauer behandelt wird der Vorgang der Tracheenvermehrung, bezw. Verminderung erst in einer kürzlich erschienenen Arbeit von Montemartini (1912). Montemartini hat festgestellt, daß eine Vermehrung von Tracheen innerhalb eines Leitbündels besonders stark sei in der Nähe von Verzweigungen oder Vereinigungen von Leitbündeln; ferner, daß im Blattstiel Sonnenblätter nicht nur mehr Tracheen haben sollen, als Schattenblätter, sondern daß auch bei ihnen die Tracheenzunahme prozentualiter höher sei, als bei Schattenblättern. Weiter finde eine Tracheenvermehrung statt beim Uebergang von Blattstiel zu Blattspreite; auch an dieser Stelle soll die Tracheenzunahme bei Sonnenblättern stärker sein als bei Schattenblättern, obwohl auch 2 Fälle angegeben werden *(Vitis vinifera, Morus alba)*, in denen das Umgekehrte der Fall ist. Weiterhin hat Montemartini eine Tracheenzunahme festgestellt beim Vergleich der Anzahl der Tracheen in den Primärnerven direkt oberhalb der Spreitenbasis mit der Tracheenzahl in den Nerven nächst höherer Ordnung; ferner behandelt er kurz Blütenachsen, Achsen, Wurzeln.

Die von Montemartini erhaltenen Resultate kann ich im allgemeinen bestätigen. Auf den angeblichen Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblättern sei jedoch noch kurz eingegangen. Auf einen solchen Unterschied habe ich nicht geachtet, doch sind folgende Umstände von Montemartini nicht beachtet worden: Schuster (1908) und Zalenski (1902) haben gezeigt, daß Sonnenblätter ein dichteres Maschennetz in der Spreite besitzen als Schattenblätter. Bei gleich großen Blättern wird also naturgemäß die Anzahl der Tracheen in den Leitbündeln des Blattstiels bei Sonnenblättern größer sein als bei Schattenblättern. Was jedoch die verschieden große Zunahme der Tracheen von Sonnen- und Schattenblättern betrifft, so scheint mir dies durch Montemartini's Angaben keineswegs bewiesen. Wie weiter unten angeführt wird, ist die Tracheenzunahme in der Nähe einer Verzweigung besonders intensiv und steigt dort sehr plötzlich; innerhalb der ganz kurzen Strecke von noch nicht einem Millimeter kann der Unterschied sehr groß sein (s. Tab. IV). Da nun auch die Verzweigungen bei verschiedenen Blättern auf sehr verschiedener Höhe stattfinden können, so ist es natürlich nicht möglich, völlig gleichwertige Vergleichszahlen für die Tracheenzunahme bezw. Abnahme zu erhalten; ein Schnitt, der bei dem einen Blatt auch nur um ein geringes näher an eine Verzweigungsstelle herangeführt ist,

zeigt eine viel erheblichere Tracheenzunahme als es bei einem anderen Blatt der Fall ist, bei dem der Schnitt etwas unterhalb der Verzweigung geführt wurde. In diesem Sinne erscheinen die Angaben Montemartini's über eine stärkere prozentuale Tracheenzunahme bei Sonnenblättern gegenüber Schattenblättern willkürlich; er konnte ja auch in den 2 erwähnten Fällen *Vitis vinifera* und *Morus alba* das Umgekehrte konstatieren.

Betreffs der Ursache einer Vermehrung oder Verminderung der Tracheen innerhalb der Leitbündel eines Blattes ergibt sich aus nachfolgenden Zählungen mit Gewißheit, daß die bei Teilungs- und Vereinigungsvorgängen besonders zahlreich auftretenden kurzen Strang-, bezw. Bündelbrücken die Tracheenvermehrung bezw. Verminderung hervorrufen. Es handelt sich also bei einer solchen Tracheenvermehrung niemals um eine Vermehrung der direkten Leitungsbahnen, sondern nur um eine sehr intensive Vermehrung kurzer Verbindungsbahnen an solchen Stellen, an denen 2 oder mehr Leitbündel mit einander in Beziehung treten.

Sehr deutlich zeigt sich die bei einer Bündelverzweigung eintretende Tracheenvermehrung, die durch das Auftreten von Strang- bezw. Bündelbrücken bedingt wird, bei der Abgabe eines Spreitennerven. Man kann die Vorgänge hier sehr schön beobachten an Blattstücken, die mit Chloralhydrat durchsichtig gemacht sind. In einem Falle zweigte z. B. von einem aus 6 Tracheen bestehenden Nervenbündel ein kleiner Seitenzweig ab, der nur aus einer Trachee bestand. Der Anschluß dieser Trachee an die 6 Tracheen des Hauptzweiges war folgendermaßen: Das Endglied der an den Hauptzweig sich anschließenden Trachee war rechtwinkelig umgebogen; der rechtwinkelig umgebogene Schenkel schloß sich an die Mitte einer Trachee an, die sich nach beiden Seiten über den umgebogenen Schenkel hinaus fortsetzte und in der Längsrichtung an die 6 Tracheen des Hauptzweiges anschloß; sie keilte bald nach beiden Seiten aus. Führt man unterhalb der Verzweigung einen Querschnitt durch den Hauptzweig, so sieht man zunächst die 6 Tracheen dieses Hauptzweiges; weiter nach oben erscheint eine 7 te Trachee, die Strangbrücke zwischen dem rechtwinkelig umgebogenen Tracheenschenkel des Seitenzweiges und dem Hauptzweig selbst; bei einem Querschnitt, der noch weiter oben geführt wird, erscheint eine 8. Trachee: der umgebogene Tracheenschenkel des Seitenzweiges. Verfolgt man den Querschnitt immer weiter nach oben, so verläuft der geschilderte Vorgang rückwärts; man erhält erst wieder 7, dann 6 Tracheen im Querschnitt. Man würde also auf solchen Querschnitten bei der Verzweigung eine Tracheenvermehrung von etwa 30% erhalten, ebenso eine Tracheenverminderung von etwa 30%. In dem eben geschilderten Falle sahen wir keine wirkliche Verzweigung, d. h. es trat nicht ein Teil der Tracheen des Hauptzweiges als Nebenzweig seitlich aus, sondern der Nebenzweig war nur durch eine Strangbrücke an den Hauptzweig angeschlossen. Aber auch bei echter Verzweigung, wenn einige Tracheen des Hauptzweiges in den Seitenzweig übertreten, treten während dieses Vorganges zahlreiche Strang- bezw. Bündelbrücken auf. Schon bei der anatomischen Untersuchung der Einzeltypen wurde an geeigneter Stelle immer das Auftreten von Strangbrücken (z. B. *Alchemilla*), inneren Verbindungen (z. B. *Liquidambar*) oder Bündelbrücken (z. B. Malvaceen, Cucurbitaceen) in einer durch Bündelverbindungen charakterisierten Zone des Blattstiels hervorhoben; und es leuchtet ohne weiteres ein, daß dieses Auftreten von Strangbrücken und Bündelbrücken zu einer oft sehr erheblichen Zunahme der Tracheen führen muß.

Im Folgenden sollen nun einige Zählungen mitgeteilt werden, die an den von mir genauer untersuchten Blättern ausgeführt wurden, und die daher auch sehr geeignet sind, den Zusammenhang zwischen Teilungs- und Vereinigungsvorgängen und der Tracheenvermehrung zu zeigen. Gleichzeitig mögen die in den Tabellen angegebenen Zahlen dazu dienen, in einzelnen Fällen die Größenverhältnisse der Blattstielleitbündel als Ergänzung zu den Beschreibungen der Typen zu zeigen; an zugehöriger Stelle ist dort auf die betreffende Tabelle verwiesen. Die Zahlen geben die Anzahl der Tracheen der Blattstielleitbündel in der Richtung von links nach rechts an; das jeweilige mediane Blattstielbündel ist fett gedruckt. Wenn Bündelverbindungen im Blattstiel vorkommen, so ist die Tracheenanzahl dieses im Querschnitt als Zwischenbündel zwischen den normalen Leitbündeln des Blattstiels vorhandenen Leitbündels in Klammern gesetzt (s. z. B. Tab. II *Doronicum*). Die Zählungen, die auf den einzelnen Querschnittshöhen gemacht sind, sind so angeordnet, daß die auf dem untersten Querschnitt gemachte Zählung

zu unterst in der betreffenden Columne steht; darüber stehen die weiter oben gemachten Zählungen, die des obersten Querschnittes zu oberst. Alle übrigen Einzelheiten sind ohne weiteres aus den in den Tabellen gemachten Angaben ersichtlich.

Tabelle I.

Länge des Blattstiels	Abstand der Querschnitte	Anzahl der Tracheen in den einzelnen Leitbündeln	Gesamtsumme der Tracheen
		Funkia ovata.	
Etwa 22 cm	Oben (20 cm)	4, 6, 10, 9, 16, 15, 16, 17, 12, 16, 16, **20**, 15, 17, 16, 20, 16, 14, 12, 12, 10, 6, 4	299
	15 cm	3, 6, 10, 12, 14, 17, 16, 13, 14, 14, 11, **17**, 12, 17, 14, 15, 16, 15, 12, 8, 8, 4	268
	10 cm	4, 10, 16, 12, 17, 14, 16, 18, 14, 18, 14, **15**, 15, 14, 13, 16, 13, 12, (2), 9, 6	268
	5 cm	10, 12, 15, 12, 15, 16, (2), 13, 13, 19, **15**, (2), 14, (2), 12, 20, 14, 15, (2), 12, 13, 11, 6	265
	Unten	10, 12, 11, 14, 17, 17, 13, 12, 13, **17**, 14, 13, 15, (2), 12, 14, 14, 12, 12, 10	254
Tracheenzunahme von unten nach oben = 17,71 %.			
		Convallaria majalis	
12 cm	Oben	16, 28, 28, 29, 26, **30**, 20, 26, 28, 24, 17	272
	8 cm	12, 24, 26, 30, 28, **26**, 25, 30, 27, 22, 20, 3	273
	4 cm	14, 23, 30, 30, 22, **28**, 24, 24, 33, 22, 11	261
	Unten	16, 24, 32, 23, 22, **28**, 26, 23, 23, 22, 17, 3	259
Tracheenzunahme von unten nach oben = 5,0 %.			
		Plantago major	
Etwa 16 cm	Oben	100, (3), (3), (6), 128, (4), (6), **168**, (8), 130, (2), (10), 110, (3), 28, (2), (4), (3), (10), (2), 26	756
	12 cm	(2), 28, 96, (10), 115, **162**, (3), 116, (8), 106, (10), 28	684
	8 cm	(6), 26, (4), 97, 128, **164**, 132, (6), 94, (2), 26, (5)	690
	4 cm	(3), 28, 90, (4), 130, **174**, 128, (4), 88, 31, (8)	688
	Unten	9, 34, 92, 135, **172**, 122, 90, 32, 8	694
Tracheenzunahme von unten nach oben = 8,92 %.			

Tabelle I zeigt zunächst einige Zahlen für 2 Monocotylen und *Plantago*. Die Bündelverbindungen sind bei diesen Blättern nur in sehr geringer Anzahl und in sehr schwacher Ausbildung vorhanden. Man sieht, wie sich die Anzahl der Tracheen demgemäß innerhalb des Blattstiels wenig verändert. Von unten nach oben findet im Blattstiel eine sehr schwache Vermehrung der Tracheen statt, die bei *Plantago* deutlich durch das zahlreiche Auftreten der kleinen Bündelverbindungen in der Nähe der Blattspreite bedingt ist. Auch bei *Funkia* sieht man die Vermehrung deutlich von der Nähe der Blattspreite abhängen; der letzte Querschnitt lag bei *Funkia* schon in der Spreitenbasis.

Tabelle II.

Länge des Blattstiels	Abstand der Querschnitte	Anzahl der Tracheen in den einzelnen Leitbündeln	Gesamtsumme der Tracheen
		Doronicum macrophyllum	
1. Blatt 12 cm	Oben	12, 32, 58, **64**, (4), 60, 40, (6), 10	286
	9 cm	10, 26, 50, **58**, 50, 30, (8), 9	241
	6 cm	6, 30, 50, (9), **60**, (10), 56, 30, 4	255
	3 cm	4, 20, (8), 44, **64**, (2), 45, 26, 4	217
	Unten	4, 21, (5), (4), 50, (4), **66**, (4), 61, 22, 4, 3	248
Tracheenzunahme von unten nach oben = 15,32 %			
2. Blatt 19 cm	Oben	5, 8, 34, (5), 38, (8), **42**, 27, 24, 26, 13, 6	236
	15 cm	2, 13, 24, (1), 38, (4), **50**, (3), 30, 23, 12, 4	204
	10 cm	2, 24, 20, 29, (7), **48**, (11), 36, 34, 10, 2 . .	223
	5 cm	3, 11, (2), 28, (6), 30, (5), **42**, (10), 38, 24, 10, 2	211
	Unten	7, 18, (6), 36, (12), **44**, (14), 34, (5), 19, 6 . .	201
Tracheenzunahme von unten nach oben = 22,43 %			
		Helleborus foetidus	
15 cm	Oben	28, 75, **307**, 88, 18	516
	Mitte	11, 40, 102, (24), **175**, (40), 96, 30, 20, 7 . .	545
	Unten	16, 52, 71, 94, **75**, 65, 107, 40, 10	530

Tabelle II zeigt einige Zahlen für 2 Blätter, die auf jeder Höhe des Blattstiels ziemlich kräftige Bündelverbindungen haben. Durch das Vorhandensein zahlreicher Bündelverbindungen treten immer wieder neue Strangbrücken oder auch Bündelbrücken zwischen den einzelnen Tracheensträngen und den einzelnen Leitbündeln auf, während andere wieder verschwinden; dementsprechend bleibt auch die Anzahl der Tracheen in den Leitbündeln des Blattstiels ziemlich gleich; infolge der Stärke der Bündelverbindungen aber machen sich größere, unregelmäßige Schwankungen bemerkbar, je nach der Häufigkeit und Stärke der Bündelverbindungen auf der Höhe des betreffenden Querschnitts, was besonders deutlich beim Vergleich mit den in Tabelle I angegebenen Zahlen hervorgeht. In der Nähe der Blattspreite tritt wieder eine stärkere Tracheenvermehrung ein. Bei *Helleborus* zeigt sich allerdings in der Nähe der Spreite keine Tracheenvermehrung, was wahrscheinlich von der Besonderheit in der Art und Weise der Teilungen des Blattes, an dem die Zählungen ausgeführt wurden, begründet ist.

Tabelle III.

Länge des Blattstiels	Abstand der Querschnitte	Anzahl der Tracheen in den einzelnen Leitbündeln	Gesamtsumme der Tracheen
		Heracleum chorodanum	
1. Blatt 13 cm	Oben	12, 42, 40, 42, **48**, 40, 34, 32, 22, 60, 54 . .	426
	8 cm	11, 18, 26, 28, **29**, 27, 25, 22, 20, 40, 36 . .	282
	4 cm	10, 19, 23, 24, **30**, 26, 28, 20, 16, 41, 52 . .	289
	Unten	10, 19, 22, 25, **26**, 22, 20, 21, 15, 40, 60 . .	280
Tracheenzunahme von unten nach oben = 52,14 %			
2. Blatt 20 cm	Oben (19 1/2 cm)	8, 25, 27, **32**, 28, 25, 8, 26, 48	227
	15 cm	8, 25, 30, **28**, 28, 24, 8, 18, 38	207
	10 cm	6, 18, 28, **26**, 27, 20, 7, 18, 32	182
	5 cm	6, 18, 27, **24**, 31, 20, 4, 13, 32	175
	Unten	6, 14, 19, **26**, 25, 16, 3, 14, 30	153
Tracheenzunahme von unten nach oben = 48,36 %			
3. Blatt 17 cm	Oben	18, 52, 50, **64**, 45, 34, 12, 86	361
	15 cm	12, 40, 40, **45**, 32, 25, 12, 45	251
	10 cm	9, 22, 31, **34**, 28, 28, 10, 34	196
	5 cm	9, 26, 31, **30**, 31, 27, 12, 34	208
	Unten	12, 19, 26, **30**, 25, 21, 7, 35	175
Tracheenzunahme von unten nach oben = 106,4 %			
		Cryptotaenia canadensis	
5 cm	Oben	4, 12, 19, **23**, 25, 15, 4	102
	3 cm	4, 11, 18, 19, 17, 14, 3	86
	2 cm	3, 9, 14, **17**, 15, 13, 3	74
	1 cm	3, 12, 17, **18**, 15, 11, 3	79
	Unten	2, 10, 14, **17**, 14, 12, 3	72
Tracheenzunahme von unten nach oben = 41,62 %.			

Tabelle III gibt die Zählungen an, die von einigen Umbelliferen erhalten wurden, die Bündelverbindungen nur in der Spreitenbasis haben. Wir sehen, daß die Anzahl der Tracheen in der ganzen Länge des Blattstiels ziemlich konstant bleibt, da keine Teilungen auftreten, die zur Bildung von Strang- bezw. Bündelbrücken führen würden. In der Nähe der Spreite dagegen tritt eine rapide Tracheenzunahme ein, indem Strangbrücken und Bündelbrücken auftreten, die in der Spreitenbasis den Zusammenhang zwischen den einzelnen Leitbündeln des Blattstiels herstellen. Dabei sei noch bemerkt, daß bei Blatt II von *Heracleum chorodanum* der oberste Querschnitt unmittelbar unterhalb der Spreitenbasis geführt wurde, bei Blatt I etwa 1/2 cm darunter. Dementsprechend sieht man die Tracheenzunahme bei Blatt II einen viel höheren Prozentsatz erreichen, als die von Blatt I, wie unmittelbar

aus den in Tabelle III mitgeteilten Zahlen hervorgeht. Die in der Nähe der Spreite eintretende Tracheenvermehrung erreicht bei diesen Umbelliferen, infolge des Zusammendrängens der Bündelverbindungen auf die Spreitenbasis einen viel höheren Prozentsatz als bei den in Tabelle I und II angegebenen Zahlen von Blättern, denen eine solche Bündelverbindungszone in der Spreitenbasis fehlt.

Tabelle IV.

Länge des Blattstiels	Abstand der Querschnitte	Anzahl der Tracheen in den einzelnen Leitbündeln	Gesamtsumme der Tracheen
		Bryonia dioica	
1. Blatt 8 cm	Oben	8, 12, 19, **22**, 18, 13, 7, 2	101
	Mitte	1, 7, 11, 13, **17**, 15, 9, 7, 3	83
	Unten	13, 11, 16, **18**, 16, 12, 8, 3	97
		Tracheenzunahme von Mitte nach oben = 21,68 %	
		„ „ unten „ „ = 4,23 %	
2. Blatt 3 cm	Oben	3, 10, 19, 24, **31**, 25, 15, 9, 2	138
	Mitte	3, 9, 14, 16, **20**, 16, 10, 9, **2**	99
	Unten	4, 5, 14, 9, 15, **19**, 18, 16, 13, 5	118
		Tracheenzunahme von Mitte nach oben = 39,39 %	
		„ „ unten „ „ = 17,0 %	
		Acantopanax spinosum	
8 cm	Oben	a b f g 32, 32, 40, 32, 40, 35, 35	246
	Mitte	a + b f + g 22, 32, 40, 27, 34	155
	Unten	a b f g 24, 33, 35, 30, 32, 38, 22	214
		Tracheenzunahme von Mitte nach oben = 58,7 %	
		„ „ unten „ „ = 14,95 %.	

Tabelle IV zeigt 2 Pflanzen, die im Blattstiel vom Blattgrund nach der Mitte des Blattstiels zu Tracheenabnahme, von da an nach der Spreitenbasis zu Tracheenzunahme zeigen. *Bryonia* hat im Blattgrund eine Bündelverbindungstelle. Die dort auftretenden Strangbrücken bezw. Bündelbrücken keilen sich allmählich nach der Mitte des Blattstiels zu aus, sodaß dort die Anzahl der Tracheen abnimmt; von da an erscheinen jedoch bald wieder die Strangbrücken bezw. Bündelbrücken, die bei den Teilungen in der Spreitenbasis den Zusammenhang zwischen den einzelnen Leitbündeln und den Tracheensträngen derselben herstellen, sodaß an dieser Stelle wieder eine Zunahme der Tracheen eintritt. Bei *Acantopanax* beruht die nach der Mitte des Blattstiels zu eintretende Abnahme der Tracheen darauf, daß die beiden seitlichen Blattstielbündel (a b und f g in Tabelle IV; vergleiche auch die Angabe über den Bau des Blattstiels bei der Beschreibung des Typus *Acantopanax*) sich im Blattstiel vereinigten, wobei die an der Vereinigungs- und Trennungsstelle auftretenden Strang- oder Bündelbrücken sich vom Blattgrund aufwärts von der Spreitenbasis abwärts nach der Mitte des Blattstiels zu auskeilten, sodaß dort die Anzahl der Tracheen bedeutend niedriger sein mußte als oberhalb des Blattgrunds und unterhalb der Spreitenbasis.

Tabelle V.

Seitennerven 1. Ordnung	Anzahl der Tracheen			
	Primärnerven der Spreitenbasis	Oben im Blattstiel	Mitte des Blattstiels	Unten im Blattstiel
	Bryonia dioica			
	1. Blatt; Länge des Blattstiels = 3,5 cm			
		4, 10, 21, 24, 25, 21, 15, 9, 3	10, 14, 16, 24, 14, 10, 11, 10, 4	8, 12, 14. 19, 27, 18, 13, 11, 2
422	259	142	113	124
Gesamtzunahme der Tracheen = 273,45 %				
	2. Blatt; Länge des Blattstiels = 4 cm			
		12, 14, 30, 48, 36, 18, 12, 2	10, 12, 16, 25, 20, 11, 8, 4	2, 6, 9, 14, 20, 25, 18, 12, 12, 4
488	378	172	106	122
Gesamtzunahme der Tracheen = 360,37 %				
	Alchemilla vulgaris			
Etwa	2320	1000	650	550

Die Tracheenzunahme innerhalb der Leitbündel des Blattstiels zeigt sich sehr erheblich, wenn man die Anzahl der Tracheen in den Leitbündeln des Blattstiels vergleicht mit der Anzahl der Tracheen in den Nervenbündeln unmittelbar oberhalb der Spreitenbasis. Tabelle V zeigt solche Zählungen, die an *Bryonia* und *Alchemilla* ausgeführt wurden; man sieht, daß die Anzahl der Tracheen in den Primärnerven unmittelbar oberhalb der Spreitenbasis ungefähr den doppelten Betrag zeigt von der Anzahl der Tracheen innerhalb der Blattstielbündel unmittelbar unterhalb der Spreitenbasis. Eine weitere Zunahme der Tracheen erhalten wir beim Vergleich der Tracheenanzahl in den Nervenbündeln unmittelbar oberhalb der Spreitenbasis mit der Tracheenanzahl in den Seitennerven erster Ordnung, wobei bei den beiden Zählungen, die von *Bryonia* in Tabelle V mitgeteilt sind, nur die stärkeren Sekundärnerven berücksichtigt wurden. Diese Tracheenzunahme ist ohne weiteres verständlich durch die Art und Weise der Abgabe eines Seitennerven, wie sie oben geschildert wurde.

Tabelle VI.

Abstand der Querschnitte	Anzahl der Tracheen in den einzelnen Leitbündeln	Gesamtsumme der Tracheen
	Bryonia dioica	
Anfang	5, 16, 26^{c}, **35**^{d}, 28^{e}, 18, 5	133
Nach 1500 μ	6, 22, 26^{c}, **40**^{d}, 36^{e}, 18, 6	154
„ 2100 μ	8, 25, 40^{c}, **50**^{d}, 38^{e}, 24, 7	192
„ 2500 μ	8, 28, 58^{c}, **72**^{d}, 50^{e}, 26, 8	250
„ 2850 μ	12, 42, 44^{c}, **76**^{d}, 72^{e}, 30, 10	286

	Geranium pyrenaicum				
Anfang	50,	44,	86,	46	226
Nach 600 μ	70,	56,	105,	64	295
„ 1350 μ	82,	78,	130,	70	360
„ 1550 μ	110,	96,	170,	105	481

Besonders deutlich und intensiv zeigt sich die Zunahme der Tracheen beim Uebergang von Blattstiel zu Blattspreite bei solchen Blättern, die in der Spreitenbasis eine durch Bündelverbindungen charakterisierte Zone besitzen, wie Tabelle VI zeigt. Die Zählungen sind den Schnittserien entnommen, die zur Untersuchung der Spreitenbasis der betreffenden Blätter angefertigt waren. Man sieht, wie die Zunahme der Tracheen kurz vor Eintritt der Teilungen, also kurz bevor die Beziehungen der einzelnen Blattstielbündel zu einander erfolgen, ganz rapid vor sich geht. Beachtenswert ist das Verhalten der 3 mit c, d, e bezeichneten Blattstielbündel von *Bryonia dioica*. Bündel c und e sind im Blattstiel (erste Zählung) ungefähr gleich groß. In der Spreitenbasis dagegen, in der d mit c und e in Beziehung tritt, treten d und e zuerst an einander (vergleiche Fig. 10, nur ist der Vorgang dort umgekehrt), was sich in der Tabelle VI gegebenen Zählung darin zeigt, daß e eine viel stärkere Tracheenzunahme vor c zeigt, da e infolge der mit d stattfindenden Vereinigung bereits viel mehr Strangbrücken bezw. Bündelbrücken aufweist als c, bei welch letzterem die Bildung dieser Brücken noch nicht soweit fortgeschritten ist.

Die als Strangbrücken und Bündelbrücken ausgebildeten Tracheen haben nur eine bestimmte Länge; so wurde schon durch die in Tabelle VI mitgeteilten Zählungen gezeigt, daß bei Blättern, die Bündelverbindungen im Blattgrund haben, durch das Auskeilen der dort auftretenden Strangbrücken und Bündelbrücken nach der Mitte des Blattstiels hin eine Abnahme von Tracheen erfolgt. Dieselbe Erscheinung kann man in der Spreitenbasis von *Bryonia* beobachten. Von der Spreitenbasis aus treten bei *Bryonia* 5 Primärnerven in die Spreite; der äußerste linke und der äußerste rechte dieser 5 Primärnerven teilen sich meist erst ziemlich spät in der Spreite in je 3 Nerven. Die Strecke, auf der diese 3 Teilnerven vereintläufig waren, betrug bei einem Blatte von *Bryonia* beiderseitig 1,2 cm. Die Anzahl der Tracheen dieses Spreitennerven betrug unmittelbar oberhalb der Spreitenbasis links 120, rechts 106; in der Mitte dieser Strecke links 62, rechts 88; und unmittelbar vor der erwähnten 3-Teilung links 115, rechts 102. Man sieht hier also sehr deutlich, wie ein Teil der Strangbrücken und Bündelbrücken, die sehr zahlreich in der Spreitenbasis auftreten, sich in diesen Spreitennervenbündeln auskeilen, und wie bei eintretender Teilung dieser Nervenbündel wieder neue Strangbrücken bezw. Bündelbrücken auftreten.

Tabelle VII.

Länge des Blattstiels	*Saxifraga rotundifolia* Abstand der Querschnitte	Anzahl der Tracheen
1. Blatt	Oben	125
13 cm	Mitte	100
	Unten	122
2. Blatt	Oben	130
12 cm	Mitte	96
	Unten	114
3. Blatt	Oben	116
10 cm	Mitte	86
	Unten	82
4. Blatt	Oben	110
7 cm	Mitte	100
	Unten	74

Die innerhalb eines Leitbündels auftretenden diffusen Verbindungen können, wenn sie als Strangbrücken ausgebildet sind, oft eine eigentümliche Unregelmäßigkeit in der Zunahme und der Abnahme der Tracheen eines solchen Leitbündels hervorrufen. Tabelle VII zeigt diesen Fall für *Saxifraga rotundifolia*. Es sind Zählungen von 4 Blättern, von denen die beiden ersten Abnahme der Tracheen, die beiden letzten Zunahme der Tracheen vom Blattgrund nach der Mitte des Blattstiels hin zeigen. Diese Unregelmäßigkeit in der Zunahme oder Abnahme der Tracheen mag von der Unregelmäßigkeit im Auftreten von Strangbrücken abhängen, indem der betreffende Querschnitt bald zahlreiche, bald nur wenige der die einzelnen Tracheenstränge verbindenden Strangbrücken getroffen hat.

Tabelle VIII.

Länge des Blattstiels	Abstand der Querschnitte	Anzahl der Tracheen in den einzelnen Leitbündeln	Gesamtsumme der Tracheen
		Geranium pyrenaicum	
1. Blatt	Oben	22, 68, 20, 45, 56, 46	257
21 cm	15 cm	16, 42, 19, 32, 37, 44	190
	10 cm	18, 40, 14, 40, 38, 40	190
	5 cm	11, 39, 16, 42, 54, 36	198
	Unten	9, 26, 19, 12, 35, 47, 40	188
2. Blatt	Oben	60, 48, 62, 52	222
22 cm	20 cm	52, 42, 41, 42	177
	15 cm	39, 36, 53, 34	162
	10 cm	40, 46, 42, 38	166
	5 cm	40, 40, 38, 48	166
	Unten	24, 33, 46, 38, 24	165
		Bryonia dioica	
9 cm	Oben	6, 18, 22, 38, **66**, 40, 32, 16, 8	246
	6 cm	8, 10, 17, 20, **35**, 25, 15, 14, 7	151
	4 cm	4, 10, 12, 24, **32**, 20, 15, 12, 5	134
	2 cm	7, 14, 18, 22, **30**, 25, 18, 12, 5	151
	Unten	4, 10, 15, 18, **38**, 32, 25, 17, 14, 6	179
		Saxifraga rotundifolia	
12,5 cm	Oben	. . . . .	140
	12 cm	. . . . .	152
	10 cm	. . . . .	160
	8 cm	. . . . .	150
	6 cm	. . . . .	163
	4 cm	. . . . .	160
	2 cm	. . . . .	150
	Unten	. . . . .	115

Tabelle VIII zeigt ein ähnliches Verhalten der Leitbündel im Blattstiel von *Geranium*; trotz der Bündelverbindungszone im Blattgrund zeigt sich keine Tracheenverminderung vom Blattgrund nach der Mitte des Blattstiels hin, wie es beim Auskeilen der im Blattgrund vorhandenen Strangbrücken bemerkbar werden müßte. Auch hier mag der Grund ein ähnlicher sein wie bei *Saxifraga*.

Tabelle VIII zeigt uns gleichzeitig, wie diese Unregelmäßigkeit in der Zunahme oder Abnahme der Tracheen auch für die verschiedenen Querschnittshöhe ein und desselben Blattes sich gleich bleibt, was besonders am Beispiel von *Saxifraga* deutlich hervortritt. Im Gegensatz dazu steht die Regelmäßigkeit, mit der bei *Bryonia* die Anzahl der Trachen vom Blattgrund nach der Mittte des Blattstiels hin abnimmt, von da nach der Spreitenbasis hin wieder zunimmt, sodaß ungefähr genau in der Mitte zwischen Blattgrund und Spreitenbasis im Blattstiel ein Minimum in der Anzahl der Tracheen liegt.

Die im Blattgrund vorhandene Anzahl von Tracheen erleidet auch innerhalb der Achse noch Veränderungen. Es soll hier nicht besonders eingehend auf diese auch von Prunet (siehe oben) schon angedeuteten Verhältnisse eingegangen werden; erwähnt sei nur, daß die 3 Blattspurbündel von *Liquidambar* in der Achse aus einfachen Tracheenplatten bestehen. Beim Austritt aus der Achse sieht man diese Tracheenplatten sich verdoppeln, sodaß schon dadurch eine ziemlich große Tracheenvermehrung stattfindet, abgesehen von der Tracheenvermehrung, die durch das Auftreten der inneren Verbindungen oberhalb des Blattgrundes hervorgerufen wird.

Es seien noch einige nachträgliche Zählungen über die Veränderung der Anzahl der Tracheen bei der Blattspur innerhalb ihres Verlaufes in der Achse mitgeteilt. Die Zählungen sind an einem Frühjahrssproß von *Geranium pyrenaicum* und an einem Achsenstück von *Bryonia dioica* ausgeführt, also an Pflanzen, bei denen die Blattspur in der Achse leicht zu erkennen ist.

Tabelle IX.

Länge des Blattstiels	Länge des Internodiums	Lage des Querschnitts	Anzahl der Tracheen
		Geranium pyrenaicum	
1. Blatt	7,5 cm	Mitte des Blattstiels	16, 14, 13, 15, 5 = 63
3 cm		Oben im Internodium	18, 22, 14 = 54
		Mitte des Internodiums	16, 18, 8 = 42
		Unten im Internodium	18, 18, 8 = 44
2. Blatt	7,5 cm	Mitte des Blattstiels	18, 14, 16, 4, 10, 12, 4 = 78
4 cm		Oben im Internodium	16, 28, 20 = 64
		Mitte des Internodiums	14, 19, 16 = 49
		Unten im Internodium	14, 18, 16 = 48
		Bryonia dioica	
8 cm	8,5 cm	Mitte des Blattstiels	4, 8, 14, 18, 12, 12, 4 = 72
		Oben im Internodium	10, 17, 12 = 39
		Mitte des Internodiums	10, 10, 10 = 30
		Unten im Internodium	10, 10, 10 = 30

Aus Tabelle IX ersieht man zunächst, daß die Anzahl der Blattspur-Tracheen innerhalb des Verlaufes der Blattspur in der Achse ein Minimum erreicht; es genügt, auf die in Tab. IX angegebenen Zahlen zu verweisen. Wir dürfen wohl annehmen, daß diese Minimalanzahl an Tracheen wahrscheinlich die Zahl der Leitungsbahnen darstellt, die wir als direkte Leitungsbahnen bezeichnen (siehe Kap. V und VII). Verbindungsbahnen werden jedenfalls an der Stelle dieser Minimalanzahl von Tracheen fehlen, oder wenigstens nur in verschwindend geringer Ausbildung vorhanden sein. Weitere Veränderungen in der Anzahl der Tracheen einer Blattspur innerhalb der Achse, also vor allem dann, wenn diese Blattspur mit anderen Blattspuren in Beziehung tritt, habe ich nicht untersucht. Es

dürfte sich jedoch auch hier, bei geeigneter Untersuchung, eine weitere Reduktion in der Anzahl der Tracheen nach abwärts herausstellen.

Tabelle X.

Blattfläche	Minimalanzahl an Tracheen	Anzahl der Tracheen für 1 qcm Blattfläche
	Geranium pyrenaicum	
10 qcm	42	4,2
16,25 qcm	48	3
	Bryonia dioica	
62,5 qcm	30	0,5
	Alchemilla vulgaris	
94 qcm	545	5,8
	Saxifraga rotundifolia	
17,5 qcm	93,4	5,2
	Helleborus foetidus	
94 qcm	630	6,7

Im Anschluß an die im vorstehenden angeführten Zählungen habe ich noch bestimmt, wieviel Tracheen überhaupt zur Versorgung von 1 qcm Blattfläche zur Verfügung stehen. Tab. X zeigt diese Zählungen. Bei *Geranium* und *Bryonia* wurde die Minimalanzahl der Tracheen der Blattspur in der Achse (soweit diese verfolgt wurde) zur Ausrechnung benutzt, während bei *Alchemilla*, *Saxifraga* und *Helleborus* nur die Minimalanzahl der Tracheen innerhalb des Blattstiels benutzt werden konnte, da bei diesen 3 Pflanzen die Blattspur eines bestimmten Blattes innerhalb der Achse nicht festzustellen ist. Für diese 3 Pflanzen muß nun zunächst bemerkt werden, daß sich die Tracheenzahl für 1 qcm Blattfläche niedriger stellen würde, wenn eben die Minimalanzahl der Blattspur-Tracheen innerhalb der Achse berücksichtigt werden konnte. Betrachtet man nun z. B. die für *Bryonia* mitgeteilten Zahlen, so fällt auf, daß dem qcm Blattfläche nur ein sehr geringes Maß von Zuleitungsbahnen zukommt. In diesem Falle nur eine halbe Trachee, daß, mit anderen Worten, die Leistungsfähigkeit der Zuleitungstracheen in diesem Falle außerordentlich groß sein muß. Mehr Tracheen stehen einem qcm Blattfläche von *Geranium* zur Verfügung; noch mehr *Alchemilla*, *Saxifraga*, *Helleborus*, doch dürften sich die 3 letzteren *Geranium* nähern, wenn eben die wirkliche Minimalanzahl der Blattspurtracheen in der Achse berücksichtigt werden könnte. Eines muß noch hervorgehoben werden: Ein oberflächlicher Vergleich zeigt unmittelbar, daß bei *Bryonia* die Tracheen ein sehr viel weiteres Lumen besitzen als z. B. bei *Geranium*, sodaß nach ungefährer Schätzung die Rohrweite, die 1 qcm Blattfläche zur Verfügung steht, bei *Bryonia* und *Geranium* nicht sehr viel verschieden sein dürfte. Doch konnten erst genauere Untersuchungen über die Frage Aufklärung schaffen, wobei außer Tracheenanzahl und Kapazität der Zuleitungsorgane noch Blattdicke, Anzahl der Pallisadenzellen, Maschendichte, Größe der Transpiration u. s. w. berücksichtigt werden müßte, worauf hier nicht näher eingegangen werden kann.

Kapitel V.

Entwicklungsgeschichte der Leitungsbahnen im Blattstiel.

Mit Rücksicht auf die physiologische Bedeutung der Verbindungsbahnen erscheint es geboten, kurz auf die Entwicklungsgeschichte der Wasserbahnen des Blattstiels einzugehen, da bisher noch nicht streng auf den morphologischen Unterschied zwischen einem voll entwickelten und einem erst heranwachsenden Leitungssystem des Blattstiels und der Bedeutung für die physiologischen Vorgänge der Wasserversorgung geachtet wurde. Wie schon Freundlich (1909, S. 138) hervorgehoben hat, wissen wir nur äußerst wenig über die Entwicklung der Wasserbahnen.

Nach Nägeli (1858, S. 37) beginnt die Entwicklung des Gefäßsystems des Laubblattes bei den Dicotyledonen in der Regel an der Grenze der beiden Hälften des Blattes, d. h. an der Grenze von Blattstiel und Blattspreite; von dieser Stelle aus schreitet die Entwicklung aufwärts in die Blattspreite, abwärts in den Blattstiel fort.

De Bary gibt (1877, S. 408) für die Lateralblattspurbündel von *Potamogeton crispus* an, daß die Entwicklung der Blattspur in der Achse im Knoten beginne. Vom Knoten aus schreite die weitere Entwicklung blattwärts und in der Achse aufwärts und abwärts fort. Gleichzeitig fange im nächsthöheren Knoten die Ausbildung einiger Tracheen an, die sich ebenfalls in der Achse aufwärts und abwärts entwickelten; der aufsteigende Ast des nächstunteren Knotens und der absteigende Ast dieses Knotens sollen sich etwa in der Mitte des Internodiums treffen. Ueber die Beziehung der Blattspurbündel zu den Blattstielbündeln und den Bündeln der Spreitennerven ist nichts angegeben.

Trécul hat bereits 1852 gezeigt, daß noch vor dem Erscheinen der ersten Anlagen des Blattes am Vegetationspunkt einige Tracheen ausgebildet sein können. Genaueres darüber berichtet er 1876, S. 251. Er gibt dort für *Lysimachia arvensis* an: Die Tracheenbildung beginne in der Spreite und schreite von dort aus in der Spreite aufwärts im Blattstiel abwärts fort. An der Basis des Blattstiels setzen sich diese absteigenden Tracheen an die in der Achse gebildeten Blattspur-Tracheen an; doch erscheine dieser Ansatz oft nicht direkt zu sein, indem manchmal im Blattgrund eine kurze Trachee ausgebildet sei, bevor noch die absteigenden Tracheen des Blattstiels bis zum Blattgrund differenziert seien. An diese Trachee setzen sich dann die von der Spreite absteigenden Tracheen an, während sich auf der andern Seite die in der Achse gebildeten Blattspurtracheen ansetzten. Weiter sagt Trécul von *Primula* (S. 253): Die Entwicklung des Leitungssystems im Blatt von *Primula* laufe gerade wie die von *Lysimachia;* auch hier werde eine kurze Trachee im Blattgrund ausgebildet, bevor noch der Anschluß der von der Spreite herabsteigenden Tracheen an die Tracheen der Achse hergestellt sei. Bei einem nicht sehr intensiv sich entwickelnden Blatte könne es aber vorkommen, daß die Tracheen, die sich von der Achse nach dem Blattgrund zu entwickelt haben, dort weiter aufwärts entwickelten, wenn die von der Blattspreite absteigenden Tracheen noch nicht bis zum Blattgrund vorgedrungen sind. Die Vereinigung geschieht dann mehr oder weniger hoch oben im Blattstiel.

Nach diesen spärlichen Angaben über die Entwicklung des Leitungssystems im Blattstiel scheint die Entwicklung der ersten Tracheen in 2 Etappen vor sich zu gehen: die ersten Blattspurtracheen

der Achse und die ersten Trachen der Blattstielbündel entwickeln sich getrennt; die Entwicklung geht jedesmal aufwärts und abwärts vor sich. Je nach dem Wachstum eines Blattes treffen sich die Tracheen der Blattspurbündel und der Blattstielbündel auf dem Wege, meist vielleicht im Blattgrund, wobei an dieser Stelle bereits eine Trachee ausgebildet sein kann, wenn Blattspurtracheen und Blattstieltracheen noch nicht so weit vorgedrungen sind.

Die Bildung der Bündel beginnt mit der Ausbildung einer einzigen medianen Trachee (Trécul 1876), der sich bald mehrere zugesellen, während gleichzeitig auch seitlich die Bildung der weiteren Blattstielbündel beginnt. Nach Deinega (1898, S. 494) verlaufen in gewissen jungen Entwicklungsstadien die Leitbündel im Blatte selbständig und unverzweigt neben einander her, auch wenn im ausgebildeten Zustande die ursprüngliche Anordnung durch nachträgliche Ausbildung von Bündelverbindungen sich verwischt hat. Gerresheim beschreibt für das Blatt von *Pimpinella* ein Stadium, in dem erst ein feines Bündelchen augebildet war, das sich oben fiederig verzweigt. Ein weiteres Stadium zeigte 3 Bündelchen; die beiden seitlichen setzen sich an den untersten Zweig des fiederig verzweigten Primärbündels an, entweder ganz, oder nur zum Teil, während in diesem Falle der andere Teil weiter läuft und sich an den nächsthöheren Zweig ansetzt; es treten hier also schon sehr viel früher Beziehungen zwischen den Leitbündeln auf, als es nach Deinega's Angaben scheinen will. Die verschiedene Beobachtung bei *Acer*, das Deinega beschreibt, und bei *Pimpinella* mag folgende Ursache haben: Es werden stets zuerst die Tracheen gebildet, welche die Mittelgruppen der Nervenbündel bilden, die also die Spitzen der einzelnen Lappen eines zusammengesetzten Blattes versorgen. Bei *Pimpinella* hat nun das untere mediane Blattstielbündel teil an der Versorgung der nächstfolgenden Blättchenspitzen; und man sieht in dem von Gerresheim beschriebenen Falle, daß das mediane Bündelchen des Blattstiels in einem Stadium, wo es erst allein ausgebildet war, schon deutlich die Verzweigung des medianen Blattstielbündels zeigt. Die weitere Ausbildung der Leitungsbahnen im Blattstiel geht dann allmählich seitlich vor sich und mit der Ausbildung der beiden dem medianen benachbartes Bündel beginnt auch schon die direkte Beziehung der Bündel zu einander: Wir sehen also die Bündeldurchkreuzungen schon früh angelegt. Anders scheint es bei *Acer* zu sein, bei dem die im Blattgrund vorkommenden Bündeldurchkreuzungen in der Spreitenbasis wieder rückgängig gemacht werden. Hier sehen wir nach Deinega's Angaben die Leitbündel des Blattstiels verhältnismäßig lange unverzweigt und selbständig neben einander verlaufen. Leider muß diese kurze Andeutung über die Entwicklung der Leitungsbahnen im Blattstiel genügen, da nichts weiter darüber bekannt ist.

Bei der Entwicklung der Leitungsbahnen des Blattstiels scheinen bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium nur direkte Leitungsbahnen ausgebildet zu werden, zwischen denen dann nachträglich erst die Verbindungsbahnen auftreten. So sehen wir z. B. im Blattgrund von *Liquidambar*, der bei seiner Ausbildung als Gelenkpolster einen etwas embryonalen Charakter behält, die inneren Verbindungen zwischen den einzelnen Tracheenplatten fehlen. Ferner werden wir im nächsten Kapitel sehen, daß bei jugendlichen Blättern noch keine Verbindungsbahnen vorhanden sind, die im Stande wären, einen Ausgleich in der Wasserversorgung zwischen den einzelnen Leitbündeln des Blattstiels herbeizuführen. Bei der endgültigen Ausbildung des Leitbündels treten dann noch mechanische Elemente hinzu, und eine evtl. vorhandene Endodermis tritt aus dem Primärzustand in den Tertiärzustand.

Zusammenfassend sei die Entwicklung der Leitbündel des Blattstiels nochmals kurz geschildert: **I.** Ausbildung der primären, ziemlich isolierten, direkten Leitungsbahnen. **II.** Ausbildung sekundärer Verbindungsbahnen, die als Strangbrücken zwischen den einzelnen Tracheensträngen oder als Bündelbrücken zwischen den einzelnen Leitbündeln ausgebildet werden. **III.** Mechanische Aussteifungen; Schluß der evtl. vorhandenen Endodermis.

Wir haben im vorhergehenden Kapitel gesehen, daß die Anzahl der Tracheen innerhalb der Leitbündel des Blattstiels oft ziemlich erhebliche Schwankungen zeigt. Die Vermehrung haben wir den Strangbrücken zugeschrieben. Wir könnten dann innerhalb des ganzen Verlaufes der Leitbündel von der Achse bis in die Spreite eine Minimalanzahl von Tracheen an irgend einer Stelle feststellen; diese Minimalanzahl von Tracheen scheint in den Leitbündeln der in der Achse verlaufenden Blattspurbündel verwirklicht zu sein und diese Minimalanzahl von Tracheen dürften etwa die primären direkten

Zuleitungsbahnen darstellen. Bougyues nennt übrigens (1902, S. 109) im Anschluß an die Betrachtung der Tatsache, daß die Leitbündel im Blattgrund bis zu einer gewissen Anzahl von Tracheen reduziert werden, diese reduzierten Bündel, die also wahrscheinlich die eigentliche Blattspur und somit auch die primären direkten Zuleitungsbahnen darstellen werden, „Leitbündel, deren Vorhandensein seit ihrer Entstehung allein darauf beruht, eine ständige Kommunikation zwischen der Spreite und der Achse herzustellen."

Die Frage nach der Entwicklung der Leitungsbahnen führt uns unmittelbar zur Frage nach der morphologischen Natur der gebildeten Elemente. Es steht fest, daß in den Leitbündeln des Blattstiels Gefäße und Tracheiden vorkommen; daß Gefässe darin vorkommen, läßt sich auf jedem Längsschnitt ohne Schwierigkeiten beobachten. Tracheiden finden sich hauptsächlich oder ausschließlich nach Haberlandt (1909, S. 295) in den „seitlichen Anastomosen der Gefäßteile benachbarter Leitbündel oder des sekundären Holzkörpers." Da Gerresheim und ich keine Perforationen in den Schließhäuten der Strangbrücken gefunden haben, so dürfte es sich bei den Strangbrücken, welche die einzelnen Tracheenstränge mit einander verbinden, ausschließlich um Tracheiden oder weniggliedrige Gefäße handeln.

Es fragt sich nun, welche Länge erreichen die Gefässe in den Laubblättern überhaupt. Gerreshat S. 5 zusammengestellt, was darüber bisher bekannt ist, doch handelt es sich in allen untersuchten Fällen nur um sekundäre Holzkörper, nie um krautige Pflanzen bezw. die Blätter von Holzpflanzen. Straßburger gibt (1891, S. 176/77) an, daß bei *Acacia floribunda* beim Austritt der Blattspur aus der Achse die Glieder der Gefässe mehr tracheeidenartig werden; die Querwände bleiben erhalten und zeigen hie und da ein Loch in der Schließmembran, sodaß sie doch noch als Gefässe betrachtet werden müssen. Doch läßt sich anatomisch diese Frage nach der Länge der Gefässe nicht entscheiden, da es technisch unmöglich ist, ein einziges Gefäß über die ganze Länge des Blattstiels in die Spreite oder in die Achse hinein zu verfolgen. Ich benutzte zunächst die von Adler (1892) angegebene und weiter von Straßburger angewandte Methode mit kolloidaler Eisenlösung (Liquor ferri oxychlorati). Ich stellte abgeschnittene Blätter in eine sehr verdünnte Lösung dieser Substanz und ließ sie transpirieren; zum Nachweis der Eosinlösung in den Tracheen diente Fällung durch Ammoniak. Eine Ausfällung der kolloidalen Lösung infolge der starken Verdünnung fand nicht statt; die Lösung blieb klar. Die Versuche ergaben jedoch ein völlig negatives Resultat. An der Schnittfläche bildete sich ein Niederschlag (Reaktion mit den aus den Siebröhren austretenden Eiweißkörpern). Dieser Niederschlag verstopfte die Tracheen auf der Schnittfläche vollständig. Auch durch Einpressen der kolloidalen Eisenlösung im Druckapparat erzielte ich kein Resultat. Daß Adler und Straßburger mit dieser kolloidalen Eisenlösung positive Resultate erzielten, liegt wohl daran, daß sie sekundär verdickte Achsen als Versuchsobjekte benutzten.

Ich suchte nun weiter Amylodextrin und lösliche Stärke in gleicher Weise zu verwenden, erhielt jedoch beim Prüfen mit Jod-Jodkalium ebenfalls völlig negative Resultate. Einigermaßen gut zu verwenden war eine verdünnte Tuschelösung, in der ich die Versuchsblätter transpirieren ließ. Tusche besteht aus äußerst fein in Wasser verteilten festen Teilchen; diese festen Teilchen können also nicht durch die Tüpfelschließhäute durchdringen. Die besten Resultate erzielte ich durch Abschneiden unter Quecksilber, bei lebhafter Transpiration. Als Versuchspflanzen benutzte ich meist Schlingpflanzen, da diese weite Tracheen besitzen. Die Versuche sind jedoch leider infolge des Mangels an einer völlig sicheren Untersuchungsmethode sehr lückenhaft geblieben.

Bei den Versuchen mit Tusche und Quecksilber konnte ich zunächst feststellen, daß bei folgenden 3 Pflanzen: *Thladianta dubia, Aristolochia sipho, Vitis vinifera* in keinem einzigen Falle der zahlreich angestellten Versuche Tusche oder Quecksilber von den Tracheen in den Blattspurbündeln in der Achse in Tracheen der Leitbündel des Blattstiels gedrungen war. Auf Querschnitten, Längsschnitten und an Objekten, die mit Chloralhydrat durchsichtig gemacht waren, konnte ich beobachten, daß in jedem Falle Tusche und Quecksilber im Blattgrund ihr Ende erreichten. Bei *Thladianta dubia* konnte ich außerdem noch folgendes feststellen: Ein Zweig wurde unmittelbar unterhalb eines Knotens unter Quecksilber abgeschnitten. Auf diesem Querschnitt zeigte sich in einigen Tracheen aller Leitbündel Quecksilber eingedrungen. Das in die Blattspurbündel eingedrungene Quecksilber endete, wie erwähnt,

im Blattgrund; und oberhalb des Knotens war ebenfalls kein Quecksilber mehr zu sehen in den Tracheen der Seite, auf der die 3 bündelige Blattspur herausgetreten war. Auf der anderen Seite zeigte sich noch in vielen Tracheen Quecksilber bis zum nächst höheren Knoten; oberhalb dieses Knotens war auch in den Leitbündeln der anderen Seite nur mehr in etwa 2 Tracheen Quecksilber zu sehen.

Für die 3 erwähnten Pflanzen *Thladianta dubia*, *Aristolochia Sipho* und *Vitis vinifera* muß man nach den geschilderten Versuchen annehmen, daß im Blattgrund die Gefässe der Blattspurbündel und die Gefässe der Blattstielbündel durch Tüpfelschließhäute von einander abgeschlossen sind. Wenigstens ist es nicht wahrscheinlich, daß die Perforationen an dieser Stelle so eng seien, daß Tusche und Quecksilber nicht hindurchdringen könnten.

Ich verfolgte nun die Gefässe mit diesen beiden Methoden, Tusche und Quecksilber, bei den erwähnten 3 Pflanzen weiter im Blattstiel und bis in die Spreite hinein; dabei konnte ich feststellen, daß von den Leitbündeln des Blattstiels mindestens einige wenige Tracheen, wahrscheinlich aber ein erheblich größerer Prozentsatz an Tracheen, als Gefässe in die Leitbündel der Spreitennerven durchlaufen. Ich konnte das in einige Gefässe eingedrungene Quecksilber (bezw. die Tusche) von den Leitbündeln des Blattstiels bis in etwa $^1/_3$ der Primärnervenbündel der Spreite verfolgen. Genaueres, darüber, ob auch in die Sekundärnerven noch vom Blattstiel aus durchlaufende Gefässe gehen, konnte ich nicht feststellen; doch sind, wie schon betont, die angewandten Methoden nicht völlig einwandfrei.

Von den 3 eben besprochenen Pflanzen verschieden verhalten sich *Maurandia erubescens*, *Atropa Belladonna* und *Scopolia atropoides*. Bei *Maurandia* dringt Quecksilber von den Gefässen der Blattspur über den Blattgrund ein Stückchen (etwa 0,5 cm) in den Blattstiel hinein, bei *Atropa* und *Scopolia* sogar durch den ganzen, allerdings nur kurzen Blattstiel bis in die Spreitenbasis.

Beim Vergleich der 6 untersuchten Pflanzen muß zunächst eines auffallen: *Thladianta*, *Aristolochia* und *Vitis*, bei denen ein Schluß zwischen den Gefässen der Blattspurbündel und den Gefässen der Blattstielbündel vorhanden zu sein scheint, haben an dieser Stelle, nämlich im Blattgrund, eine Bündelverbindungszone; die den 3 anderen Pflanzen *Maurandia*, *Atropa*, *Scopolia* fehlt, ebenso wie der Schluß aller Gefässe im Blattgrund. Allerdings haben *Thladianta*, *Vitis* und *Aristolochia* auch in der Spreitenbasis eine Bündelverbindungszone, und an dieser Stelle haben wir keinen Schluß aller Gefässe gefunden. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß ein solcher Schluß der Gefässe mit derjenigen Stelle zusammenfiele, in der die beiden Leitungssysteme des Laubblattes, Blattspurbündel und Blattstielbündel zusammentrafen. Oft ist dies ja, wie oben Seite 57 erwähnt wurde, in dem Blattgrund der Fall; das Zusammentreffen von Blattspurbündel und Blattstielbündel kann aber auch auf verschiedener Höhe des Blattstiels eintreten, ebenso wie der Schluß zwischen den Tracheen der beiden Bündelsysteme. Ob und in welcher Weise diese 3 Erscheinungen (Zusammentreffen der Tracheen der Blattspur mit denen des Blattstiels, Schluß der Gefässe, Ausbildung einer Bündelverbindungszone im Blattgrund) zusammenhängen, das muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Kapitel VI.

Zusammenfassung der physiologischen Untersuchungen.

Bei den Saugversuchen, wie sie nach den physiologischen Versuchen der Anordnung I ausgeführt wurden, ergab sich, daß bei ausreichender Wasserversorgung jedes Leitbündel des Blattstiels ganz bestimmte Partien der Blattspreite versorgt. Auf diese Tatsache braucht hier nicht näher eingegangen werden, sie ist jeweils bei Besprechung der einzelnen Typen hervorgehoben, außerdem hat Gerresheim (a. a. O. S 63ff) diese Frage zusammenfassend behandelt.

Diese Wasserbahnen haben wir als direkte Leitungsbahnen bezeichnet (Einleitung, S. 3). Wir können ihren Verlauf bei jedem Blatt vom Blattstiel in die Spreite hinein deutlich verfolgen; besonders auffallend zeigt sich ihr Verlauf bei Bündeldurchkreuzungen, da in diesem Falle oft ganz isolierte Partien der Spreite von einem Blattstielleitbündel versorgt werden.

Es soll nun hier die Frage näher erörtert werden: Hängt diese physiologische Wirksamkeit der betreffenden ein bestimmtes Gebiet der Spreite versorgenden Wasserbahnen des Blattstiels von einer bestimmten morphologischen Ausbildung dieser Wasserbahnen ab? Zu diesem Zwecke betrachten wir nochmals kurz den morphologischen Bau der Wasserbahnen im Blattstiel.

Durch die im vorstehenden Kapitel mitgeteilten Versuche wurde mit Sicherheit ermittelt, daß von den Leitbündeln des Blattstiels eine Anzahl (offene) Gefässe bis in die Leitbündel der Spreitennerven hinein laufen. Es ist also eine Anzahl morphologisch offener Wasserbahnen vorhanden, innerhalb deren keine vorhandenen Tüpfelschließhäute eine Unterbrechung herstellen. Leider konnte aber durch die im vorstehenden Kapitel V angegebenen Methoden mit Tusche und Quecksilber nicht ermittelt werden, ob bei vorkommenden Bündeldurchkreuzungen, also wenn 2 Leitbündel gegenseitig Tracheenstränge austauschten (*Alchemilla*), diese Bündelverzweigungen solche offenen Bahnen darstellen, da diese beiden Methoden bei Pflanzen, die für die Entscheidung dieser Frage in Betracht kommen könnten, nicht anzuwenden waren. Diese Vermutung scheint aber in der Tat zuzutreffen. Wie im vorstehenden Kapitel V ausgeführt wurde, scheinen sich im Blatt zuerst die direkten Leitungsbahnen zu entwickeln, die ziemlich lange selbständig bleiben, und erst später scheinen sie durch Verbindungsbahnen aneinander angeschlossen zu werden. Da diese Verbindungsbahnen aus Tracheiden oder weniggliederigen Gefässen bestehen, so werden die direkten Leitungsbahnen in Blattstiel und Blattspreite hauptsächlich aus (offenen) Gefässen bestehen, deren Vorhandensein von den Leitbündeln des Blattstiels bis in die Primärnervenbündel der Spreite hinein ich wenigstens teilweise beweisen konnte (siehe oben und Kap. V, S. 60). Es kann an dieser Stelle auch nochmals darauf hingewiesen werden, daß Bündeldurchkreuzungen sehr früh angelegt werden (*Pimpinella* Kap. V, S. 58; Gerresheim S. 36), daß sie also jedenfalls zum Teil aus durchgehenden Gefässen gebildet werden.

Wir kommen nunmehr auf die oben gestellte Frage zurück. Wir sehen, daß bei physiologischen Versuchen, wie sie nach Anordnung I angestellt wurden, in der Versorgung der Spreite eine ganz bestimmte Zugehörigkeit bestimmter Partien der Spreite zu ganz bestimmten Wasserbahnen des Blattstiels hervortritt.

Wir sehen so anscheinend die Wirkung der direkten Leitungsbahnen. Wir sehen ferner, daß morphologisch diese direkten Leitungsbahnen mindestens teilweise offene Bahnen sind, die von den Leitbündeln des Blattstiels in die der Blattspreite hinein führen. Diese offenen Bahnen werden dem von unten kommenden Wasserstrom weniger Widerstand entgegensetzen, als halb offene Bahnen, die durch Tüpfelschließhäute von einander abgetrennt sind. So sehen wir ein Zusammenfallen physiologischer und morphologischer Momente: Die von den Saugversuchen von dem Transpirationsstrom durchflossenen Wasserbahnen, die wir teilweise durch Einführen von Eosinlösung kenntlich machen können, stellen morphologisch offene und daher leicht gangbare Wege dar. Solange die Transpiration aller Teile der Spreite gleichmäßig und die Wasserversorgung von unten her ausreichend ist, bezieht eine gewisse Partie der Blattspreite ihren Wasserbedarf durch diese zugehörigen offenen Bahnen des Blattstiels, da für diese direkte Versorgung weniger Kraftaufwand erforderlich ist als für das Durchreißen von Wasser, bezw. Farblösung durch die Tüpfelschließhäute der seitlich anschließenden Verbindungsbahnen. Erst wenn eine bestimmte Spreitenpartie ihren Wasserbedarf nicht völlig aus der ihr zugehörigen Leitungsbahn zu decken vermag — sei es, daß sie selbst stärker transpiriert, oder sei es, daß die Leitungsbahn aus irgend welchen anderen Gründen nicht mehr die notwendige Wassermenge transportieren kann — wird unter Erhöhung des Kraftaufwandes die Leitung ebenso ausgiebig durch die durch Tüpfelschließhäute unterbrochenen Verbindungsbahnen wie durch die direkten Leitungsbahnen vor sich gehen. Dieser Fall ist bei den Versuchen der Anordnung II vorhanden, wenn auch zum Extrem ausgebildet, da die Versorgung gewisser Partien der Blattspreite durch ihre zugehörigen offenen Bahnen überhaupt nicht mehr möglich ist.

Was wir bisher betrachtet haben, bezog sich nur auf den Zusammenhang der Wasserbahnen von Blattstiel und Blattspreite. Andere Verhältnisse, als sie für diese Uebergangsstelle, die Spreitenbasis, beschrieben wurden, finden wir beim Uebergang der Wasserbahnen von Achse in den Blattstiel, im Blattgrund. Was den morphologischen Bau der Wasserbahnen dieser Stelle betrifft, so wurde im vorhergehenden Kapitel V, S. 59/60 festgestellt, daß sich bei *Thladianta dubia* an dieser Stelle ein Schluß der Gefässe findet, daß also Gefässe der Blattspurbündel und Gefässe der Blattstielbündel durch Tüpfelschließhäute von einander getrennt sind.

Was die physiologischen Beobachtungen im Blattgrund betrifft, so wurde bei Beschreibung des Typus *Geranium* (S. 21) geschildert, daß sich bei Saugversuchen, wenn eines der 3 Blattspurbündel für Eosin geöffnet war, unmittelbar oberhalb des Blattgrundes eine Rötung verschiedener Teile der 5 Blattstielbündel, die aus diesem 3 Blattspurbündeln hervorgingen, zeigte, woraus wir den Schluß zogen, daß im Blattgrund Durchkreuzungen der 3 Blattspurbündel vorkommen. Weiter nach oben zu verschwand die Rötung allmählich. Ein gleiches konnte ich bei *Thladianta dubia* beobachten.

Die Verknüpfung dieser beiden morphologischen und physiologischen Momente miteinander ergibt für uns folgendes: An der Uebergangsstelle der Gefässe der Blattspurbündel in die der Blattstielbündel wirkt auf alle leitenden Teile der 3 Blattspurbündel von oben her der Transpirationszug. Das eine dieser 3 Bündel tauchte unten in Eosinlösung, die allmählich nach oben dringt und an der Uebergangsstelle in die Leitbündel des Blattstiels sich auch den unmittelbar anschließenden Tracheensträngen mitteilt, wodurch die S. 21 geschilderte Färbung entsteht. Da aber das Durchreißen des Eosins durch die Tüpfelschließhäute der direkt in der Längsrichtung anschließenden Wasserbahnen mindestens ebensoviel Kraft erfordert, als das Durchreißen von Wasser durch die Tüpfelschließhäute der seitlich anschließenden Verbindungsbahnen, die ihrerseits an die anderen gut mit Wasser versorgten Leitungsbahnen anschließen, so werden diese auch mit in Anspruch genommen werden und wir sehen die Färbung um so schwächer werden, je weiter die betreffende Stelle von der unmittelbaren Saugwirkung an der Uebergangsstelle der Tracheenstränge der Blattspurbündel in die der Blattstielbündel entfernt ist. Ein ähnlicher Grund mag die Ursache dafür sein, daß in dem von Gerresheim beobachteten Falle von *Sorbus* (S. 41) die Durchkreuzungen der Blattstielbündel, wie sie die anatomische Untersuchung zeigte, nicht in der Rötung der Spreite physiologisch zum Ausdruck kam; es werden hier wohl ebenfalls offene von der Spindel bis in die Teilblättchen hineinführnnde Wasserbahnen fehlen, in denen ein leichterer Transport der Farblösung in die zugehörigen Partien der Spreite möglich wäre.

Die ausgleichende Wirkung der Verbindungsbahnen, die man früher allgemein als deren Funktion ansah, ist später wieder von Wieler angezweifelt worden. Wieler sagt (1888, S. 135) im Anschluß an Versuche mit Farblösungen (er hatte abgeschnittene Blätter in Farblösung gestellt, transpirieren lassen und dabei beobachtet, daß einzelne Teile der Blattspreite sich nicht gleich intensiv färbten): „Wie die Untersuchungen erkennen lassen, transpirieren die einzelnen Teile eines Blattes nicht gleich, demnach findet ein Ausgleich der Wasserversorgung durch die Anastomosen hindurch nicht statt, da eine ausgiebigere Versorgung der transpirierenden Flächen durch die zu denselben gehörigen Gefäßbündel als durch das Parenchym und die feinen Verzweigungen benachbarter Nervensysteme vor sich geht."

Und weiter sagt Wieler: „Beim weiteren Verlaufe treten die Gefäßbündel in bestimmte Beziehungen zu einander; über die organische Verschmelzung derselben ist jedoch nur wenig bekannt. Jene Verbindungen sind nicht im Stande, eine Ausgleichung der Wasserversorgung ungleich transpirierender Blätter zu bewirken."

Es ist meines Erachtens durchaus ungerechtfertigt, aus den angeführten Versuchen diesen Schluß zu ziehen. Wenn ein Blatt in eine Farblösung gestellt wird und transpiriert, so verteilt sich das Wasser und mit ihm die Farblösung ganz nach Bedarf in der Spreite: Eine stark transpirierende Stelle wird natürlich schneller und reichlicher Farbstoff speichern, als eine langsamer transpirierende Stelle. Diese verschieden starke Transpiration verschiedener Partieen der Blattspreite mag von irgend welchen unbekannten inneren Ursachen abhängig sein, die vielleicht indirekt eine Verminderung oder Steigerung der Transpirationsgröße bedingen. Jedenfalls fehlt aber in einem solchen Falle völlig die Voraussetzung zu einer Inanspruchnahme der Bündelverbindungen, da jedes Gebiet der Blattspreite sich aus seinen morphologisch zugehörigen Wasserbahnen genügend leicht mit Wasser versorgen kann, eine Wirksamkeit der Verbindungsbahnen also gar nicht nötig gemacht wird. Wieler sagt ja selbst (S. 132), daß bei Unterbrechung des normalen Bündelverlaufs „eine lebhaftere Bewegung durch die Anostomosen stattfinde." Er führt Versuche an, bei denen er den Mittelnerven der Spreite durchschnitt; dabei stellte er fest, daß die so behandelten und in Farblösung gestellten Blätter *(Ricinus communis)* auch oberhalb der Schnittfläche Farbstoff speicherten. Die ausgleichende Wirkung der Verbindungsbahnen konnte ich für 2 von Wieler benutzte Versuchsblätter *(Ricinus communis* und *Aristolochia Sipho)* leicht zeigen. Der Blattstiel wurde mit Kakaobutter unten abgeschlossen und durch einen Einschnitt oberhalb eines kleinen Teils der Leitungsbahnen des Blattstiels geöffnet; die Spreite wurde zwischen allen Primärnerven diesen parallel durchschnitten und die Blätter dann in Wasser gestellt; beide Blätter blieben tagelang turgescent. Daß man bei Versuchen mit Farblösungen sehr vorsichtig in der Beurteilung einzelner Ergebnisse sein muß, zeigt derselbe Versuch mit *Ricinus communis*, bei dem statt Wasser Eosinlösung verwendet wurde. Nach 6 Stunden war die Spreite völlig welk, zeigte aber überall Eosinfärbung. Das Eosin hatte also in diesem Falle sehr giftig auf das Blatt von *Ricinus communis* gewirkt.

Aehnliche Versuche zur Untersuchung der ausgleichenden Wirkung der Verbindungsbahnen hat Boshart (1911 S. 95) gemacht: Er durchschnitt bei erwachsenen Blättern von *Ribes nigrum* einen Teil der Leitbündel des Blattstiels; die Blätter blieben am Strauche. Die verletzten Blätter hielten sich in voller Gesundheit bis in den Herbst hinein. Aehnliche Resultate erzielte er für *Ulmus*. *Potonié* (1912 S. 141), durchschnitt die Blattspreite von *Polygonum curpidatum* links des Primärnerven und stellte fest, daß die von ihren direkten Wasserbahnen getrennten Spreitenteile über der Schnittfläche turgescent blieben. Auch bei Haberlandt (1909, S. 350) finden wir einen derartigen Versuch: Er durchschnitt bei *Acer pseudoplatanus* 2 der Hauptrippen und stellte fest, daß das Blatt normal blieb. Auf weitere ähnliche Versuche Boshart's und anderer Autoren komme ich weiter unten zurück. Sie wurden alle an noch nicht sehr entwickelten Blättern ausgeführt und haben daher, wie weiter unten ausführlicher dargetan ist, für unsere Betrachtung über die ausgleichende Wirkung der Verbindungsbahnen keine Bedeutung. Ich glaube, daß durch die von Gerresheim und mir angestellten Versuche der Beweis geführt ist, daß die Verbindungsbahnen im erwachsenen Laubblatt der Dicotyledonen, wenn sie reichlich vorhanden sind, wie es in den weitaus überwiegendsten

Fällen zutrifft, einen völlig ausreichenden, schnellen Wasserausgleich zwischen allen Teilen der direkten Leitungsbahnen herbeiführen können.

Versuche mit Lithium. Bei den physiologischen Versuchen verwandte ich auch statt Eosinlösung eine verdünnte Eisenchloridlösung; der Nachweis geschah durch Kochen des betreffenden Blattes in Wasser, dem einige Tropfen einer ziemlich concentrierten Lösung von gelbem Blutlaugensalz zugesetzt waren. Die Resultate waren dieselben, wie bei den Versuchen mit Eosinlösung.

Weiter benutzte ich eine 1%ige Lithiumchloridlösung in der gleichen Weise, wie Eosinlösung. Die Versuche wurden nach der Versuchsreihe I angestellt; als Versuchsblatt benutzte ich *Alchemilla vulgaris*. Der Blattstiel wurde in die Versuchsröhre eingesetzt und oberhalb wurde das rechte Blattstielleitbündel geöffnet (c in Fig. 13); in das eingeschaltete Glasrohr wurde die 1% Lithiumchloridlösung gefüllt. Durchschnitt ich nun die Blattspreite zwischen sämtlichen Primärnerven diesen parallel, so konnte ich mit Bestimmtheit sagen, daß Lithiumchlorid nur durch die Verbindungsbahnen in der Spreitenbasis in einige der isolierten Spreitenlappen auf der linken Spreitenseite gelangen konnte. Der Nachweis des Lithiums geschah spektroskopisch. Die Teile der Blattspreite brauchten nur in die Flamme des Bunsenbrenners gehalten zu werden; wenn sie etwas verkohlt waren, trat die rote Lithiumlinie im Spektroskop deutlich hervor. Bei diesen Versuchen konnte ich feststellen, daß Lithium überall hingelangt war; es diffundierte also leicht durch die Tüpfelschließhäute der Verbindungsbahnen hindurch. Daß Lithiumchlorid sich verschieden verhält von Eosin und Eisenchlorid, mag seinen Grund darin haben, daß Eosin seines großen Moleküls wegen und Eisenchlorid wegen seiner Neigung zu colloidaler Lösung nicht so leicht durch die Tüpfelschließhäute hindurchdiffundieren können. Wir müssen also zwischen 2 verschiedenen Erscheinungen unterscheiden: Der Diffusion und der direkten Leitung. Lithiumchlorid diffundiert offenbar leicht überallhin, während Eosin und Eisenchlorid nur dann die Tüpfelschließhäute zu durchdringen vermögen, wenn eine unmittelbare Zugwirkung auf die Eosin oder Eisenchlorid führende Wasserbahn ausgeführt wird, wie es immer dann der Fall ist, wenn die benachbarte Wasserbahn sich von unten her nicht genügend mit Wasser versorgen kann. Die der Pflanze zur Verfügung stehenden anorganischen Nährsalze werden sich genau wie Lithiumchlorid verhalten, sodaß also ein leichter allseitiger Ausgleich der Konzentration der Nährsalze innerhalb der Leitungsbahnen möglich ist.

Tschermak hat (1896) ähnliche Versuche mit Salzlösungen gemacht. Eisenchlorid hat seiner Feststellung nach ein geringes Diffusionsvermögen, wie wir es ebenfalls konstatieren konnten. Von den übrigen von Tschermak benutzten Salzlösungen (Li Cl, Ca Cl_2, Sr. NO_3, Ca $(NO_3)_2$, Na Cl zeigte Lithiumchlorid das beste Diffusionsvermögen. Tschermak stellte ebenfalls fest, daß sich Lithiumchlorid (die Versuchsanordnung war so, daß einige Leitbündel in die Salzlösung tauchten, während die übrigen bis zu einer gewissen Stelle oberhalb weggeschnitten waren) bald im ganzen Leitungssystem verbreitete und nach längerer Zeit auch in das ganze Gewebe der Pflanze hineindiffundierte, selbst wenn durch Isolieruug eines Teiles der Leitungsbahnen Lithium nur durch das Parenchym in diese isolierten Partien der Leitungsbahnen eindringen konnte; doch war erst nach 2—3 Tagen Lithium deutlich an dieser Stelle zu erkennen. Ob man nach dieser Tatsache dem Parenchym einen gewissen Anteil an der Leitung der Nährsalze zusprechen darf, wie Tschermak es tut (S. 65), möchte ich bezweifeln. Es handelt sich dabei eben nur um eine Diffusions-Erscheinung, die selbstverständlich ist, da die Nährsalze ja aus den Wasserbahnen, in denen sie transportiert werden, in die Assimilationszellen zur Verarbeitung gelangen müssen. Man darf also die Diffusions-Erscheinung nicht als eine Leitungs-Erscheinung betrachten. Die Diffusion ging ja auch sehr langsam, da Tschermak erst nach 2—3 Tagen Lithium in den isolierten Partien feststellen konnte. Bedeutend schneller dagegen geht die Leitung der Nährsalze innerhalb der Leitungsbahnen. Sogar das hochmolekulare Eosin kann bei geeigneter Versuchsanordnung, also bei einem vorhandenen Druckgefälle, außerordentlich schnell durch sämtliche Tüpfelschließhäute der Leitungsbahnen hindurchgerissen werden, wie die an verschiedenen Stellen von Gerresheim und mir mitgeteilten Versuche zeigen. Was nun die Nährsalze betrifft, so kommt noch hinzu, daß sie auch ohne direkte Leitung sehr schnell durch die Tüpfelschließhäute diffundieren können, wie folgender Versuch zeigt: Ein Blatt von *Alchemilla vulgaris* wurde in der oben angegebenen Weise behandelt. Bereits nach 15 Minuten (Temperatur = 15° C., Feuchtigkeit = 55%) war Lithium deutlich

in den isolierten Spreitenlappen der linken Spreitenbasis zu erkennen, wenn auch etwas weniger deutlich als in der rechten unter direkter Versorgung durch Lithiumchlorid-Lösung stehenden Spreitenseite, während eben Eosin (siehe *Alchemilla* S. 33) in solchem Falle niemals sich in der linken Spreitenseite zeigte.

Tschermak faßt seine Ergebnisse in den Satz zusammen: „Ein bestimmter Teil des Pflanzenkörpers ist infolge der Diffusion der Nährsalze keineswegs auf die Funktion der zugehörigen Wurzelpartie angewiesen.“ Wie wir jedoch in Vorstehendem gesehen haben, müssen wir diesen Satz dahin ändern, daß wir sagen: Die Diffusion der Nährsalze, die innerhalb der Leitungsbahnen sehr schnell vor sich geht, **unterstützt** eine gleichmäßige Versorgung aller Teile des Pflanzenkörpers dadurch, daß sie einen ziemlich schnellen Ausgleich in der Konzentration der Nährsalzlösung innerhalb des Leitungssystems herbeiführt. Die eigentliche Verbrauchsmenge von Wasser und der darin gelösten Nährsalze wird jedoch gedeckt, durch die direkte Zuleitung aus den morphologisch zugehörigen Wasserbahnen, wobei bei starker Inanspruchnahme einer Wasserbahn auch die seitlich durch Verbindungsbahnen in Verbindung stehenden Nachbarbahnen mit zur benötigten Zufuhr leicht herangezogen werden können.

Sehen wir jetzt von der Bedeutung einer gleichmäßigen Versorgung der einzelnen Pflanzenteile durch Nährsalze ab und betrachten wir nur den Anteil der Wasserversorgung, so dürfen wir den Satz, daß die einzelnen Pflanzenteile von der Versorgung durch die ihnen morphologisch zugehörigen Bahnen unabhängig sind, nur so weit anwenden, als es sich um günstige Wasserversorgungsmöglichkeiten handelt. Tschermak erhielt (1896) beim Abschneiden einiger Wurzelpartien keine Beeinträchtigung morphologisch etwa zugehöriger Teile dieser Pflanze. Ganz anders liegen aber die Verhältnisse, wenn eingetretener Wassermangel die Wasseraufnahme auf ein Minimum herabsetzt. Dieser Fall war in dem äußerst trockenen Sommer 1911 eingetreten. In dem botanischen Garten des Marburger Instituts konnte ich z. B. an *Aesculus Hippocastanum* folgendes beobachten: An dem betreffenden Baume waren deutlich Vertrocknungserscheinungen zu bemerken; aber es verdorrten nie ganze Blätter oder zusammenhängende Zweigpartien, sondern es trat in den einzelnen Blättern eine deutliche Vertrocknung in Feldern auf; es waren vertrocknet, entweder die obere Hälfte eines Spreitenlappens oder nur das obere linke oder rechte Viertel, das linke oder rechte untere Viertel eines Spreitenlappens u. s. w., während die übrigen Partien des betreffenden Blattes noch frisch grün waren. Fast an jedem Blatt konnte man eines oder einige solcher „Vertrocknungsfelder“ sehen; einige Blätter waren natürlich auch ganz verdorrt. Man sieht hier deutlich, wie bei der spärlichen Wasserzufuhr das geringe Uebergewicht in der besseren Versorgungsmöglichkeit einer Wasserbahn vor einer anderen über die Existenz des von ihr versorgten Spreitengebietes entscheidet. Wäre ein völliger Ausgleich in dem noch verfügbaren Wasser zustande gekommen, so hätten alle Blätter frisch bleiben müssen, oder einigermaßen gleichmäßig welken müssen.

Wirkung der Verbindungsbahnen im heranwachsenden Blatte. Alle bisher angestellten Versuche über die Wirkungsbahnen in Laubblättern wurden an jugendlichen Blättern ausgeführt mit Ausnahme der S. 63 erwähnten Versuche Haberlandt's, Boshart's und Potonié's.

Es sei vorangeschickt, daß bei den sogleich anzuführenden Versuchen von Küster, Gentner und Boshart stets in noch ganz jungen Blättern ganze Leitbündel durchschnitten wurden. Die erzielten Resultate wurden nun ohne weiteres nur auf die Zuleitung von Wasser angewendet. Es ist aber dabei zu beachten, daß natürlich auch die Siebröhren durchschnitten wurden. Die anormalen Verhältnisse, die durch deren Verletzung geschaffen wurden, sind bei der Besprechung der Versuche gar nicht berücksichtigt, obgleich es augenscheinlich ist, daß ein heranwachsendes Blatt gerade von der in den Siebröhren vor sich gehenden Nährstoffzufuhr zum Aufbau seiner Organe abhängig ist. Wir können also die dadurch erhaltenen Resultate keineswegs nur auf den in den Tracheenteilen vor sich gehenden Wasserstrom übertragen. Es sollen nun die diesbezüglichen Versuche erwähnt werden:

Küster hat (1903 S. 144) an jugendlichen Blättern verschiedener Dicotyledonen mit fiederiger Nervatur die Mittelrippen durchschnitten „in der Erwartung, daß vielleicht die Anastomosen, welche den Wasserverkehr zwischen den oberen und unteren Hälften zu übernehmen wohl geeignet gewesen

wären, eine stärkere Ausbildung erfahren würden als unter normalen Verhältnissen". Dies trat aber nicht ein, sondern es bildeten sich Blätter mit anormal breiter Basis und kümmerlicher Spitze *(Populus pyramidalis)*; die Seitennerven und ihre „Anastomosen" waren nicht imstande, den durchschnittenen Mittelnerven zu ersetzen.

Gentner (1909, S. 290) durchschnitt an eben aus der Knospe hervorgetretenen Blättern die Leitbündel des Blattstiels an der einen Flanke und steckte, um jede spätere Verwachsung der Leitbündel hintanzuhalten, in den Schnitt Deckglassplitter. In allen Fällen erhielt er Blätter, bei denen die eine Seite gegenüber der anderen in mehr oder minder deutlichem Maße in ihrer Entwicklung zurückgeblieben waren (Abb. S. 291). Bei handnervig geteilten Blättern *(Ampelopsis, Heptapleurum verrucosum)* waren es die Teilblättchen der verletzten Seite, die in der Entwicklung zurückblieben. Wichtig für das Gelingen seiner Versuche war es, daß der Schnitt möglichst nahe der Lamina in den Blattstiel gemacht wurde, da sonst die Gefäßbündel der verletzten Seite noch im Blattstiel oberhalb der Schnittfläche in Verbindung mit denen der unverletzten Seite traten und so die Asymetrie sich weniger deutlich ausbildete.

Boshart machte (1911, S. 94/95) ähnliche Versuche an *Ribes nigrum*. Beim einseitigen Durchschneiden des ganz jungen Blattstiels blieb die betreffende Seite der Blattspreite im Wachstum zurück; wurde der Einschnitt auf der Unterseite des Blattstiels geführt, so entstanden Blätter mit gestauchtem Mittelteil; wurde der obere Teil des Blattstiels durchschnitten, so entstanden Blätter von langgestreckter Gestalt mit schwach entwickelten Basalflügeln. Boshart durchschnitt in ähnlicher Weise auch Blattstiele erwachsener Blätter, die, wie schon oben S. 63 erwähnt wurde, völlig frisch und turgescent blieben. Er setzt dieses Ergebnis in Gegensatz zu Küster's Angaben (siehe weiter oben), übersieht aber augenscheinlich dabei, daß Küster's Versuche an jugendlichen Blättern ausgeführt wurden.

Wie schon vor Erwähnung vorstehender Versuche bemerkt wurde, rechtfertigen sie nicht die aus ihnen gezogenen Schlüsse, da das ganze Leitbündel durchschnitten wurde und auf die Bedeutung der Siebröhren für die Ernährung des wachsenden Blattes keine Rücksicht genommen ist. Wir wissen aber, daß, wenn die Leitungsbahnen fertig sind, wenn also alle Verbindungsbahnen zwischen den direkten Leitungsbahnen angelegt sind, die ausgleichende Wirkung der Verbindungsbahnen völlig ausreichend ist, falls natürlich die Wasserversorgung normal vor sich gehen kann. Für die jugendlichen Blätter wissen wir es nicht, da, wie gesagt, die vorstehend erwähnten Versuche ungenügend sind zur Beantwortung der Frage nach der Wirkungsweise der Wasserbahnen in solchen Blättern. Wir wissen allerdings aus den in Kap. V angeführten Tatsachen, daß die Leitungsbahnen im Blatt zuerst jedenfalls ziemlich isoliert verlaufen.

Daraus ließe sich wohl der Schluß ziehen, daß das Fehlen der Verbindungsbahnen im heranwachsenden Blatte auch physiologisch dadurch zur Geltung käme, daß eine Mitversorgung einer zu einer verletzten direkten Leitungsbahn zugehörigen Spreitenpartie vermittels solcher Verbindungsbahnen nicht möglich sei. Dafür sprechen vielleicht auch, allerdings mit dem früher gemachten Vorbehalt, die Versuche Simon's (1908), Freundlich's (1909), Gentner's (1909, S. 290), aus denen hervorgeht, daß eine Weiterentwicklung der Spreitenpartie, deren zugehörigen direkten Leitungsbahnen verletzt wurden, stets dann erfolgte, wenn nachträglich die Tracheen oberhalb und unterhalb der Schnittwunde durch Ausbildung trachealer Elemente wieder aneinander angeschlossen wurden. Wie gesagt, dürfte es sich wohl bei geeigneter Untersuchung herausstellen, daß der schwächeren Ausbildung der Verbindungsbahnen im heranwachsenden Blatte gegenüber dem erwachsenen, mit einem fertigen Leitungssystem ausgerüsteten Laubblatte eine geringere Leistungsfähigkeit des Tracheensystems in der Mitversorgung aller Spreitenpartien entspricht.

Kapitel VII.

Die physiologische Gliederung der Wasserbahnen im erwachsenen Laubblatt der Dycotyledonen.

Betrachtet man das Leitbündelsystem eines erwachsenen Laubblattes der Dicotyledonen, und die Beziehung von Bau und Verlauf der Leitbündel zu ihrer physiologischen Wirksamkeit, so können wir deutlich 4 Faktoren erkennen, die den Aufbau dieses Leitbündelsystems des Dicotylenblattes beherrschen.

I. Eine gewisse Anzahl von Tracheen: die direkten Leitungsbahnen, (zumeist lange Gefässe) besorgt den durchgehenden Wassertransport von den Wasserbahnen der Achse bis in die der Blattspreite hinein.

II. Zwischen diesen direkten Leitungsbahnen stellen Verbindungsbahnen (Tracheiden oder weniggliedrige Gefässe) einen Zusammenhang her, der einen genügenden, schnellen Wasserausgleich zwischen den direkten Leitungsbahnen gewährleistet.

III. Innerhalb der Maschen, die durch die direkten Leitungsbahnen und die Verbindungsbahnen innerhalb der Blattspreite gebildet werden, findet sich das Verteilungsnetz der Blattspreite.

IV. Schließlich wird Bau und Anordnung der Leitbündel durch mechanische Anforderungen bestimmt.

Zu I. Den Verlauf der direkten Leitungsbahnen haben wir durch die Eosinversuche der Anordnung I bei Besprechung der einzelnen Typen kennen gelernt. Wir sehen, daß bestimmten Tracheen des Blattstiels ein ganz bestimmtes Versorgungsgebiet in der Blattspreite zukommt. Wir haben ferner in Kap. VI, S. 61/62 gesehen, daß der Verlauf der direkten Leitungsbahnen von Blattstiel in Blattspreite, wie wir ihn aus den physiologischen Versuchen geschlossen haben, sehr wahrscheinlich zusammenfällt mit einer leichteren Gangbarkeit einer solchen Leitungsbahn infolge des Fehlens trennender Tüpfelschließhäute. Es braucht an dieser Stelle nicht mehr näher auf diese Verhältnisse eingegangen zu werden.

Zu II. Der Wasserausgleich zwischen den direkten Leitungsbahnen vermittels der Verbindungsbahnen, der das ganze Leitungssystem zu einer physiologischen Einheit erhebt, geht in 2 verschiedenen Bezirken vor sich. In dem einen wird ein allseitiger Wasserausgleich aller Teile des Leitungssystems hergestellt, in dem anderen handelt es sich um lokal beschränkten Wasserausgleich zwischen nur zwei Teilen des Leitungssystems oder zwischen höheren Ordnungen solcher Teile. Es sei gleich bemerkt, daß für ersteren Fall fast nur die Bündelverbindungen vom Blattgrund aufwärts bis zur Spreitenbasis (einschließlich), in letzterem Falle hauptsächlich nur die Bündelverbindungen in der Blattspreite in Betracht kommen.

Ueber den allseitigen Wasserausgleich ist das Nötige in Kapitel VI gesagt. Er erfolgt zwischen den einzelnen Tracheensträngen eines Leitbündels (diffuse Verbindungen) und zwischen den einzelnen Leitbündeln selbst (Bündelbrücken). In letzterem Falle kann er auf jeder Höhe des Blattstiels erfolgen (Kompositen) oder auf bestimmt lokalisierte Stellen beschränkt sein. Fig. 22, Taf. IV zeigt ganz schematisch den Aufbau eines typischen handnervigen Blattes. In vielen Fällen hat der Blattgrund

und jeder Spindelknoten beim Fiederblatt, die Spreitenbasis beim handnervigen Blatt eine solche durch Ausgleichsverbindungen ausgezeichnete Stelle. Fig. 22. Die Verbindungsstelle im Blattgrund kann auch fehlen *(Umbelliferen, Alchemilla)*. In seltenen Fällen liegen die großen Ausgleichsverbindungen erst in der Blattspreite selbst (verschiedene Ranunculaceen). Die physiologische Wirksamkeit dieser Bündelverbindungen ist völlig ausreichend.

Zu diesen allseitig wirkenden Ausgleichsverbindungen kommen noch die lokal wirkenden Bündelverbindungen in der Blattspreite. Wir können für die Betrachtung dieser in der Spreite liegenden Bündelverbindungen völlig von den Beziehungen der Blattstielbündel zu den Nervenbündel der Spreite absehen. Dem durchgehenden Wassertransport dienen dann im einfachen Blatt der Mittelnerv mit seinen links und rechts abzweigenden Sekundärnerven; (P. N. = Primärnerv, S. N. = Sekundärnerv, Fig. 22, Taf. IV) im Fiederblatt die Leitbündel der Spindel mit ihren rechts und links austretenden Primärnerven der Teilblättchen. Im handnervigen Blatt endlich bildet jeder Primärnerv mit seinen links und rechts abzweigenden Sekundärnerven ein dem des einfachen Blattes (physiologisch!) entsprechendes Zuleitungssystem. Zwischen diesen eben geschilderten Zuleitungsbahnen finden wir dann Verbindungszweige. Im einfachen Blatt sind die Sekundärnerven durch Tertiärnerven mit einander verbunden, oder es legen sich die Sekundärnerven gegen den Blattrand zu selbst aneinander. Denselben Fall haben wir beim Teilblättchen eines Fiederblattes, sofern es einen Primärnerven besitzt und beim Teilblättchen eines handnervigen Blattes, sofern die Teilstücke nur unmittelbar in der Spreitenbasis zusammenhängen *(Acantopanax)*. Eine zweifache Art solcher Verbindungszweige finden wir bei zusammengesetzten Blättern mit unzerteilter Spreite, also bei den handnervigen Teilblättchen eines Fiederblattes (Umbelliferen) und vor allem beim unzerteilten handnervigen Blatt *(Alchemilla)*. Wir haben hier zunächst tertiäre Verbindungszweige zwischen den Sekundärnerven eines und desselben Primärnerven (Fig. 22, T. N.); außerdem noch tertiäre Verbindungszweige zwischen den Sekundärnerven zweier benachbarter Primärnerven (Fig. 22: die bogigen Verbindungszweige, die von der Trennungslinie durchschnitten werden). Die Primärnerven können auch direkt durch schwache Sekundärnerven miteinander verbunden sein. Sehr hübsch treten die Verbindungszweige zwischen 2 benachbarten Primärnerven beim Verwachsen ursprünglich getrennter Teilblättchen hervor, wie ich es z. B. bei *Rubus* schön beobachten konnte. Alles dies gilt natürlich nur für ein typisches, dicotyles, größeres Laubblatt; kleinere Blätter sind entsprechend vereinfacht. So sind z. B. bei *Trifolium* zwichen den zahlreichen vom Primärnerven des Teilblättchens ausgehenden Sekundärnerven keine durch Größe besonders charakterisierte tertiäre Verbindungszweige vorhanden. Aehnlich verhalten sich viele andere kleinere Blätter.

Die Wirkung dieser Verbindungszweige, die in der Spreite die Verbindung zwischen den großen, dem durchgehenden Wassertransport dienenden Wasserbahnen herstellen, konnte ich direkt beobachten. Es wurde bei *Alchemilla* erwähnt, daß bei Saugversuchen und bei geeigneter Versuchsanordnung das Eosin von einem Primärnerven aus in einen Sekundärnerven aufwärts drang, sich dann durch einen tertiären Verbindungszweig an der „Verwachsungsstelle“ zweier benachbarter Spreitenlappen weiter verbreitete in einen Sekundärnerven des benachbarten Primärnerven und diesen abwärts in den Primärnerven hinein drang.

Sprechen wir so den Bündelverbindungen in der Blattspreite nur eine lokale Wirksamkeit zu, so mag es auffallend erscheinen, daß bei Saugversuchen, wie unter *Alchemilla* (S. 33) angegeben ist, das Eosin sich nie durch dis Verbindungsbahnen in der Spreitenbasis, wohl aber durch die der Blattspreite seitlich weiter verbreiten konnte. Aber dieser Umstand ist gerade, wie wir sehen werden, eine lokale Erscheinung. Es wurde bei *Alchemilla* auch erwähnt, daß die Rötung der Spreite stets in der Spitze der Lappen beginnt. Man möge zum besseren Verständnis des Folgenden Fig. 22, Taf. III betrachten. Die Versuchsanordnung sei die der Reihe 1; als Versuchsblatt möge *Alchemilla vulgaris* angenommen sein. Der mit II bezeichnete Spreitenlappen möge zu einem für Eosin geöffneten Leitbündel des Blattstiels gehören; der mit I bezeichnete Spreitenlappen steht dann unter dem mäßigen Wasserüberdruck, also unter sehr günstiger Wasserversorgungsmöglichkeit. Die Eosinfärbung beginnt in der Spitze des Spreitenlappens II, d. h. an derjenigen Stelle, die am weitesten von den mit Wasser reichlich versorgten Nervenbündeln des Spreitenlappen I entfernt ist. Die I näher liegenden Partieen von

II werden zunächst ihren Wasserbedarf durch die Verbindungsbahnen der Spreite von I decken können. (Die Grenze der beiden Lappen I und II ist durch den Strich x in Fig. 22 angedeutet). Ist die Transpiration träge, so kommt es vor, daß sich noch nicht einmal das ganze zu der für Eosin geöffneten Bahn gehörige Gebiet der Spreite rötet. Bei sehr lebhafter Transpiration aber wird diese Versorgung nicht genügen. Die Nervenbündel von II müssen sich dann also aus der eigenen morphologischen Bahn versorgen, d. h. es wird bald der ganze Lappen II durch emporgesaugtes Eosin gerötet sein. Ist die Eosinfärbung einmal soweit vorgedrungen, so kann man sich leicht vorstellen, daß durch lokale an der Grenze der beiden Gebiete (I und II) auftretende Schwankungen in der Transpirationsgröße auch hin und wieder etwas Eosin von II in I hinübergerissen wird, wenn die Nachbarstelle von I gerade etwas stärker transpiriert, und so breitet sich die Speicherung des Eosins durch Summierung dieses Vorganges langsam seitlich aus. Wie weit und ob diese seitliche Ausbreitung des Eosins in der Spreite überhaupt vor sich geht, hängt vor allem von der Stärke der Transpiration ab. Bei sehr schwacher Transpiration färbt sich öfters, wie schon erwähnt, noch nicht einmal das ganze zu der für Eosin geöffneten Bahn gehörige Spreitengebiet; oder auch es dringt das Eosin gerade nur bis zu den Grenzen des zugehörigen Spreitengebiets vor. Es ist auch bei *Alchemilla* (S. 33) schon darauf hingewiesen, daß die seitliche Ausbreitung des Eosins in die Spreite nur bei sehr schneller Transpiration vor sich geht. Solche lokale Ursachen einer seitlichen Verbreitung des Eosins fehlen völlig bei den Bündelverbindungen in der Spreitenbasis. Hier herrscht ein kontinuierlicher Transpirationsstrom in jeder Wasserbahn und es ist leicht einzusehen, daß die Bahnen, die sich mit Wasser reichlich versorgen können, nicht nötig haben, Eosinlösung aus der Nachbarbahn an sich zu reißen, wozu immerhin ein größerer Aufwand an Kraft erforderlich ist, als bei der Versorgung durch ihre zugehörige offene, direkte Leitungsbahn. Erst wenn sehr große allgemeine Schwankungen in der Wasserzufuhr auftreten, sehen wir eine seitliche Inanspruchnahme, wie es ja stets bei den Druckversuchen der Fall ist.

An dieser Stelle muß noch auf eine andere Frage eingegangen werden. Bei den physiologischen Versuchen mit *Acantopanax* (S. 37) wurde erwähnt, daß sich Eosin bei Saugversuchen bisweilen durch die Bündelverbindungen in der Spreitenbasis seitlich verbreiten konnte, da sich manchmal (Versuch I) Spreitenlappen gerötet zeigten, zu denen durchaus keine direkte für Eosin geöffnete Leitungsbahn führen konnte. Es liegt nahe, an ein Organisationsmerkmal zu denken, dergestalt, daß die völlig zerteilte Spreite von *Acantopanax* zahlreichere (z. T. offene!) Bündelverbindungen in der Spreitenbasis ausbilden könnte infolge des Fehlens der Verbindungsbahnen zwischen 2 Spreitenlappen. Doch ist dies nicht wahrscheinlich, da ich den Fall, in dem sich bei Saugversuchen Eosin in der Spreitenbasis seitlich verbreitet haben mußte, nur ein einziges Mal beobachtete. Wahrscheinlicher ist, daß eine teilweise Verstopfung der Leitungsbahnen durch Sekret die Ursache dieser Erscheinung war. Es handelte sich in diesem Falle also um eine ähnliche Erscheinung, wie wir sie bei *Sorbus* vermutet haben (S. 40). Bei *Sorbus* erkennen wir keine direkten Leitungsbahnen in ihrem Verlauf, wohl infolge des Fehlens offener Bahnen; in diesem Falle von *Acantopanax* wären die ursprünglich vorhandenen offenen Bahnen nachträglich durch Sekret verstopft worden. Es soll allerdings keineswegs ein Zusammenhang von zerteilter und unzerteilter Spreite und stärkerer oder schwächerer Ausbildung der Verbindungsbahnen in der Spreitenbasis a priori bestritten werden. Bougyes kommt (1902, S. 89) auf eine ähnliche Vermutung: Er geht von der Betrachtung dreier Pflanzen mit konzentrischen Leitbündeln aus: *Alchemilla coriacea* mit leicht eingeschnittenen Blättern, *Alchemilla alpina* mit völlig zerteilter Blattspreite und *Saxifraga sormentosa* mit ganzrandiger Spreite. Er geht aber von ganz falschen Voraussetzungen aus. Denn erstens kann man 2 Blätter mit so verschiedener Ausbildung des Leitbündelsystems wie *Alchemilla* und *Saxifraga* nicht in Vergleich mit einander setzen; und zweitens sind seine Beobachtungen an *Alchemilla* unrichtig. (Für *A. alpina* siehe S. 26. Für *A. coriacea* gibt Bougyes überhaupt keine Bündelverbindungen in der Spreitenbasis an. Ich konnte diese Art nicht untersuchen, aber es ist unwahrscheinlieh, daß die Vorgänge hier anders sein sollten als bei *Alchemilla vulgaris).* Soweit wir jedenfalls bisher die Verteilung der Bündelverbindungen im Laubblatt und ihre physiologische Leistung beurteilen können, müssen wir festhalten: Möglich ist, daß eine von vornherein zerteilte Spreite oder sehr große Blätter *(Cucurbita!)* eine stärkere Aus-

bildung von Verbindungsbahnen in der Spreitenbasis zeigen können. Aber in allen Fällen dienen die Verbindungsbahnen in der Spreitenbasis (natürlich auch im Blattgrund und in den Spindelknoten des Fiederblattes) nur dem allseitigen Wasserausgleich zwischen den großen direkten Leitungsbahnen, während die in der Blattspreite vorhandenen Verbindungsbahnen einem lokalen Wasserausgleich dienen.

Es mögen nun noch einige Versuche erwähnt werden, die in anschaulicher Weise die verschiedene Wirksamkeit der Verbindungsbahnen in der Spreitenbasis und in der Spreite selbst erläutern. Bei *Alchemilla* (S. 33/34) wurde bereits erwähnt, daß bei Druckversuchen die Ausbreitung von Eosin durch die Blattspreite nur sehr langsam und unvollständig vor sich geht. Besser zeigt den Unterschied zwischen der Leistungsfähigkeit der Verbindungsbahnen in Spreitenbasis und Blattspreite folgender Versuch: Bei je einem Blatt von *Ricinus communis* und *Alchemilla vulgaris* wurde der Blattstiel unten mit Kakaobutter abgeschlossen, ein Teil der Blattstielleitungsbahnen oberhalb geöffnet und die Spreite zwischen sämtlichen Primärnerven diesen parallel durchschnitten. Die Blätter wurden dann in Wasser gestellt; sie waren nach 3 Tagen noch völlig turgescent. Je ein anderes Blatt dieser beiden Pflanzen wurde im Blattstiel auf dieselbe Weise behandelt; die Spreite blieb aber ganz, und es wurden in der Spreitenbasis die Bündelverbindungen durchschnitten so, daß die eine Hälfte der Blattspreite Wasser nur durch die Verbindungsbahnen in der Spreite selbst beziehen konnte. Nach 3 Tagen war *Alchemilla* noch frisch und turgescent; bei *Ricinus* aber waren die Partien der Spreite, die nicht in direktem Zusammenhang mit den geöffneten Leitungsbahnen des Blattstiels standen, vertrocknet. Wir sehen also, daß bei dem verhältnismäßig kleinen Blatte von *Alchemilla* die Verbindungsbahnen in der Spreite im Stande waren, einen völligen Wasserausgleich herbeizuführen; jedoch geht, wie oben bereits bemerkt wurde, der Ausgleich durch die Bündelverbindungen in der Spreitenbasis schneller vor sich, was natürlich für die Beurteilung ihrer Leistungsfähigkeit entscheidend ist. Bei dem großen Blatte von *Ricinus* dagegen waren die Verbindungsbahnen in der Spreite nicht im Stande, einen Wasserausgleich herbeizuführen. Aus dem Vergleich dieser Versuche ergibt sich eine weitere Bestätigung der Annahme, daß den Verbindungsbahnen in der Blattspreite (bezw. Blattgrund und Spindelknoten) die Aufgabe des allgemeinen Wasseraustausches zwischen den großen direkten Leitungsbahnen zukommt, während die ausgleichende Wirksamkeit der Verbindungsbahnen in der Blattspreite lokale Beschränkung zeigt.

Zu III. Innerhalb der von den direkten Leitungsbahnen und ihren hauptsächlichsten Verbindungszweigen gebildeten Maschen liegt das eigentliche Gebiet der Wasserversorgung des Assimilationsgewebes durch die Wasserbahnen. Auch hier werden natürlich noch gewisse Nervenbündel innerhalb dieses kleinen Gebietes wiederum Verbindungsbahnen sein, aber es ist überflüssig, eine weitere Unterscheidung zu machen.

Die Lage des Tracheenteils im Mesophyll steht bekanntermaßen im engsten Zusammenhang zu dem assimilierenden Gewebe. Diesen Gesichtspunkt können wir beobachten, wenn wir die Nerven der Spreite in ihrer Funktion betrachten: Ein durch collenchymatische (oder sklerenchymatische) Elemente verstärktes Leitbündel zeigt sich vom umgebenden Mesophyll ziemlich abgeschlossen. Erst wenn die Reduktion der Nerven bis zum Schwinden sämtlicher mechanischer Elemente vorgeschritten ist, sehen wir den Tracheenteil in unmittelbare Beziehung zum eigentlichen Assimilationsgewebe treten und von diesem Augenblicke an wollen wir die Leitungsbahn als eigentlichen Bestandteil des „Verteilungsnetzes“ auffassen. (J. K. in Fig. 22, Taf. IV) Es ergibt sich danach ganz zwanglos ein Zusammenfallen dieser letzten Maschen des „Verteilungsnetzes“ mit den „Interzellularkammern“ bezüglich deren Umgrenzung wir bei Besprechung dieser Verhältnisse (*Alchemilla* S. 31) ebenfalls von demselben Gesichtspunkte ausgegangen sind. Auf die Frage, ob das Zusammenfallen einer „Interzellularkammer“ und einer „Verteilungsmasche“ für physiologische Vorgänge überhaupt irgend welche Bedeutung hat, sei hier nicht näher eingegangen.

Zum Schluß dieses Abschnittes sei nur noch kurz darauf hingewiesen, daß die Leitungsbahnen des Laubblattes in einigen Fällen anormale Lagerung zeigen, wie z. B. im Falle von *Liquidambar*, wo über dem normalen Leitbündel ein anormal gelagertes liegt, das seinen Siebteil der Blattoberseite

zukehrt. Doch haben wir bei Besprechung von *Liquidambar* gesehen, daß bei Abgabe der Seitennerven diese anormale Lagerung gewissermaßen korrigiert wird.

Zu IV. Der vierte den Bau eines Laubblattes beeinflussende Faktor ist der der mechanischen Festigung. Schon vorher sind wir bei der Abgrenzung des „Verteilungsnetzes“ und der „Interzellularkammern“ von mechanischen Gesichtspunkten ausgegangen. Es erweisen sich also in der Spreite ohne weiteres der oder die Primärnerven und die stärkeren Nerven höherer Ordnungen als mechanische Aussteifungen der Spreite. Als mechanische Elemente ist meist allerdings nur Collenchym ausgebildet, abgesehen von den verholzten Tracheen selbst. Schuster hat (1908, S. 235) auch experimentell festgestellt, daß in Gegenden stärkster Spannung die Sekundär- und Tertiärnerven vermehrt und das Maschennetz verengert werden kann. Noch deutlich zeigt sich der Bau des Blattstiels durch mechanische Ansprüche beeinflußt. Er hat eine ziemlich bedeutende Arbeit zu leisten: die Spreite zu tragen und in einer ziemlich fixen Lichtlage zu halten: Er ist also biegungsfest gebaut (Siehe auch *Liquidambar* S. 11). Erreicht wird die Biegungsfestigkeit durch Verstärkung der Leitbündel mit Sklerenchym durch starke Ausbildung collenchymatischer Elemente und vor allem durch Zusammenschluß der Leitbündel, die das Bestreben zeigen, sich zu einem biegungsfesten Bündelrohr zusammenzuschließen. Oft ist dieser Zusammenschluß vollständig und nur an einer gewissen Stelle (im Blattgrund) oder auf einem gewissen Entwicklungsstadium (Bougyes 1902 S. 28) ist der dorsiventrale Bau, dessen Vorkommen im Blattstiel häufiger ist, ausgebildet. Van Tieghem (187, I, II, III) und Bougyes (1902) suchen daraus geradezu einen prinzipiellen Gegensatz zwischen dem dorsiventral gebauten Blattstiel und der radiär gebauten Achse abzuleiten, während Lanessan (1884) dieser Ansicht entgegentritt. Diese Frage scheint mir ziemlich unwesentlich zu sein. Tatsache ist jedenfalls, daß die Leitbündel, die in der Spreite flach ausgebreitet sind, sich in der Spreitenbasis allmählich einander zukrümmen (siehe z. B. Fig. 14, Taf. III, *Alchemilla)*, wobei es oft zur Vereinigung der beiden seitlichen Leitbündel kommt, sodaß hierdurch ein Bündelrohr hergestellt wird, wie z B. bei *Geranium.* Im Blattgrund weicht dieses Bündelrohr wieder auseinander (was Lanessan 1884 übrigens bei einer Geraniacee, die er für seine Behauptung (siehe oben) anführt, übersehen hat). Daß die Leitbündel im Blattgrund in einem solchen Falle wieder zu einer flachen Rinne angeordnet sind, ist ja selbstverständlich, da der Blattgrund stets dieselbe Form besitzt, also mit breiter oft sehr flacher Basis an der Achse sitzt. Die stärkste mechanische Ausbildung im Bau des Blattstiels zeigen die Blattstiele der meisten Holzpflanzen. Die außerordentlich starke mechanische Inanspruchnahme, die durch die allen Windströmungen preisgegebene Lage der Blätter bedingt ist, hat hier zu einem völligen Zusammenschluß der leitenden Elemente geführt, sodaß das Querschnittsbild ganz anders ist, als bei Blättern krautiger Pflanzen, ohne daß jedoch der Verlauf der direkten Leitungsbahnen, also die physiologische Wirkung der l e i t e n d e n Elemente anders ist, als bei Blättern, denen eine solche starke Modifikation des Leitbündelaufbaus durch mechanische Ansprüche fehlt *(Liquidambar-Saxifraga).*

Literaturverzeichnis.

Acqua, C. Sulla distribuzione del fasci fibrovascolari nel loro discorso dal fusto alla foglia. Annuario del R. Istituto Botanico die Roma. Anno III, 1888, S. 43.

Adler, A. Untersuchungen über die Längenausdehnung der Gefäßräume. Inaugural Dissertation Jena 1892.

Anheisser, R. Ueber die aruncoide Blattspreite. Flora 1900, Bd. 87.

de Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.

Bischoff, G., W. Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde. Nürnberg 1833.

Bitter, G. Vergleichend morphologische Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen. Inaugural Dissertation München 1897.

Bonnier, M. Gaston, Sur l'ordre de formation des éléments du cylindre central dans la racine et la tige. Comptes Rendus Hebdomaires des séances de l'Académie des Sciences 1900, Bd. CXXXI, S. 781.

. . . . . Sur la differentiation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige. Ebenda, S. 1276.

Boshardt, K. Beiträge zur Kenntnis der Blattassymetrie und Exotrophie. Flora 1911, Bd. 103, S. 91.

Bouygues, H. Thèses. Structure, Origine et Developpement de certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones. Bordeaux 1902.

Candolle, A. de. Contribution à l'étude du genre Alchemilla. Bulletin l'Herbier Boissier 1893. Tome I, S. 485.

Chatin, M., Ad. Sur le nombre et la symmetrie des faisceaux libéro-ligneux du pétiole des feuilles dans leurs rapports avec le perfectionnement des espèces vegétales. Bulletin de la société botanique de France. Tome 44, S. 464, 1897.

Col, A. Recherches sur la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones. Annales des sciences naturelles botaniques 1904. Tome XX, S. 1.

Courchet. 'Etude anatomique sur les Ombellifères et sur les principales anomalies que présentent leurs organes végétatifs. Annales des sciences naturelles botanique, 6e série. Tome XII, 1884, S. 107.

Debray, F., G. 'Etude comparative des caractères anatomiques et du parcour des faisceaux fibro-vasculaires des Pipéracées. Thèses, Paris 1885.

Deinega, V. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel. Flora 1898, S. 439.

Deleano, Nikolaus, T. Ueber die Ableitung der Assimilate durch die intakten, die chloroformierten und die plasmolysierten Blattstiele der Laubblätter. Pringsh. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1911, S. 129.

Detaillis. Recherches anatomiques et organogéniques sur les Cucurbitacées. Congrès de Montpellier 1879.

Eichler, A., W. Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes. Marburg 1861.

Ettingshausen, C. v. Die Blattskelette der Dicotyledonen. Wien 1861.

Flot, M., L. Sur l'origine commune des tissus dans la feuille et dans la tige des Phanérogames. Comptes Rendus Hebdomaires des séances de l' Académie des sciences 1900, S. 1319.

Freundlich, H., F. Entwicklung und Regeneration von Gefäßbündeln in Blattgebilden. Pringsh. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1909, S. 137.

Gentner, G. Untersuchungen über Anisophyllie und Blattassymetrie. Flora 1909, S. 289.

Gerresheim, E. Ueber den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dicotyledonen. Bibliotheca botanica, Heft 81, 1912.

Goffart. Recherches sur l'anatomie des feuilles dans les Rénonculacées. Archive de l'institut botanique de l'université de Liège. Vol. III. S. 80.

Haberlandt, G. Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Auflage, Leipzig 1909.

Hanstein, J. Ueber den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dicotylen Holzringes. Pringsh. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1858, Bd. I, S. 233.

Jännicke, W. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Geraniaceen. Abhandlungen der Senkenberg. naturf. Gesellschaft. 14. Bd., IV. Heft, 1886.

Küster, E. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

. . . . . Ueber die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen. Pringsh. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1912, S. 261.

Lanessan, J., L. Observations sur la disposition des faisceaux fibrovasculaires dans les feuilles. Comptes Rendus Hebdomaires des séances des l'Académie des sciences 1874, Tome 78, S. 891.

Leist, K. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Saxifragaceen. Botanisches Centralblatt, Bd. 43, 1890, S. 100.

Lotar, H., A. Essai sur l'anatomie comparée des organes végétatives des téguments séminaux des Cucurbitacées. Thèses, Lille 1881.

Meyer, Arthur. Erstes mikroskopisches Praktikum. 2. Auflage, Jena 1907.

Möbius, M. Ueber Bewegungsorgane an Blattstielen. Festschrift für Schwendener, Berlin 1899, S. 37—62.

Montemartini, Luigi. Recherche Anatomo-Fisiologiche sopra la vie aquifere delle Plante. Atti dell' Istituto botanico dell' Università die Pavia 1912, Serie II, Vol. XV, S 109—134.

Mylius, G. Das Polyderm, Bibliotheca botanica 1912. Heft 79.

Nägeli, C. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Leipzig 1858.

Neger, F., W. Spaltöffnungsschluß und künstliche Turgorsteigerung. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1912, Heft 4, S. 179.

Petit. Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l' anatomie comparée et de la taxinomie. Thèses Doc. Sc. nat. 1887.
. . . . . Nouvelles recherches sur le pétiole des Phanérogames. Actes de la société linnéenne de Bordeaux 1889, S. 11.
Pilger, R. Vergleichende Anatomie der Gattung Plantago mit Rücksicht auf die Existenzbedingungen. Englers botanische Jahrbücher 1898, XXV, S. 296.
Plitt. Der Blattstiel der Dicotyledonen. Inaugural Dissertation. Marburg 1886.
Potonié. Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Lichte der Paläontologie. Jena 1912.
Prantl, K. Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbesondere der Dicotylen. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1883, Bd. I, S. 280.
Preuss, P. Die Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau und der physiologischen Funktion der Blattstiele und Gelenkpolster. Inaugural Dissertation. Berlin 1885.
Protits, G. Vergleichende anatomische Untersuchungen über die Vegetationsorgane der Kerrieen, Spiraeen und Potentilleen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften 1891, Bd. C., Abt. I, Heft I—X, S. 262.
Prunet, A. Recherches anatomiques et physiologiques sur les noeuds et les entre-noeuds de la Tige des Dicotylédones. Thèses, Paris-Toulouse 1891.
Reichardt, H., W. Ueber das zentrale Gefäßbündelsystem einiger Umbelliferen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften. Mathem. naturw. Klasse, 1856, XXI. Bd., Heft 1.
Reinke, J. Beiträge zur Kenntnis der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane. Pringsh. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1876, S. 117.
Renner, O. Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora 1911, Bd. 103, S. 171.
Schäffer, C. Ueber die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. Hamburg 1895.
Schellenberg, H., C. Zur Entwicklungsgeschichte des Stammes von Aristolochia Sipho. Festschrift für Schwendener. Berlin 1899. S. 301.
Schnegg, H. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Gunnera. Flora 1902, S. 161.
Schuster, W. Die Blattaderung des Dicotylen-Blattes und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1908, Bd. XXVI. Festschrift, S. 194.
Schwendener, S. Das Wassergewebe im Gelenkpolster der Marantaceen. Sitzungsberichte der königl. preuß. Akademie d. Wissenschaften zu Berlin 1896, I. Halbband, S 535.
Simon, S. Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßbündelverbindungen. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Festschrift 1908, S. 364.
Snell, R. Die Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Ausbildung von verholzten Elementen im Epikotyl von Phaseolus multiflorus. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1911, Heft 8, S. 461.
Spanjer, O. Untersuchungen über die Wasserspaltenapparate der Gefäßpflanzen. Botanische Zeitung 1898, I. Abt., S. 36.
Sperlich, A. Untersuchungen an Blattgelenken, I. Reihe. Jena 1910.
Strassburger, E. Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen 1891.
. . . . . Ueber das Saftsteigen. Histologische Beiträge, Heft V, Jena 1893.
Thouvenin, M. Recherches sur la structure des Saxifragacées. Annales des sciences naturelles botaniques 7e série, 1890, Tome XII, S. 1.
Tieghem, M. v. Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. Annales des sciences naturelles botaniques, 5e série, Tome XIII, 1870—71, S. 5.
Tondera, Fr. Das Gefäßbündelsystem der Cucurbitaceen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften mathem. naturw. Klasse, Bd. CXII, Abt. 1, 1903.
Trécul, M., A. Observations relatives à l'accroissement en diamètre des végétaux dicotylédonés ligneux. Annales des sciences naturelles botaniques 1852, 3e série, Tome XVII, S. 250.
. . . . . Mémoire sur l'origine des bourgeons adventatifs. Ebenda 1852, Tome VIII.
. . . . . Recherches sur l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens. Ebenda 1876, 6e série, Tome XII, S 251.
. . . . . Ordre d 'apparition des premiers vaisseaux dans les feuilles des Crucifères. Comptes rendus Hebdomaires des séances de l' Académie des sciences 1886, Tome 100, Tome 102, S. 575—581, S. 1131—1137.
Tschermak, E. Ueber die Bahnen von Farbstoff und Salzlösungen in dicotylen Kraut- und Holzgewächsen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften mathem. naturw. Klasse 1896, CV. Bd., Abt. I, Heft I—X, S. 41.
Vignier, R. Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées. Annales des sciences naturelles botaniques, 9e série 1906, Tome IV, S. 1.
Weiss, J., E. Das markständige Gefäßbündelsystem einiger Dicotylen in seiner Beziehung zu den Blattspuren. Botanisches Centralblatt 1883, III, S. 280.
Wieler, A. Ueber den Anteil des secundären Holzes der dicotylen Gewächse an der Saftleitung und über die Bedeutung der Anastomosen für die Wasserversorgung der transpirierenden Flächen. Pringsh. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1888, S 82.
Zalenski, W. v. Ueber die Ausbildung der Nervation bei verschiedenen Pflanzen. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1902, Bd. XX, S. 433.

Lebenslauf.

Ich, August Rippel, bin geboren am 1. Nov. 1888 zu Birkenfeld (im Fürstentum) als Sohn des Kaufmanns Ludwig Rippel. Ostern 1907 erwarb ich das Reifezeugnis des humanistischen Gymnasiums zu Birkenfeld, das ich von Ostern 1898 an besucht habe. Dann widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaften. Von Ostern 1907 bis Herbst 1907 besuchte ich die Universität Göttingen, von Herbst 1907 bis Herbst 1909 die Universität München, von da ab die Universität Marburg, wo ich mich im botanischen Institut von Herbst 1910 ab mit Anfertigung vorliegender Arbeit beschäftigte. Das Examen rigorosum bestand ich am 18. Dez. 1912. Seitdem bin ich an der landwirtsch. Versuchsanstalt Augustenberg i. Baden als Assistent beschäftigt.

Allen meinen akademischen Lehrern, insbesondere Herrn Geheimrat Arthur Meyer spreche ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus.